

Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung von
Dipljapyx humberti (GRASSI)

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde, vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

HANSPETER GYGER

aus Basel

Basel

Buchdruckerei Birkhäuser AG.

1969

1958

Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung von
Dipljapyx humberti (GRASSI)

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde, vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

HANSPETER GYGER

aus Basel

Basel

Buchdruckerei Birkhäuser AG.

1960

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der Herren Proff. Dr. ED. HANDSCHIN und Dr. A. PORTMANN.

Basel, den 2. Dezember 1958

Prof. Dr. KUNO MEYER
Dekan



Separatabdruck aus
Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel

Bd. 71 Heft 1 1960

Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung von *Dipljapyx humberti* (GRASSI)

von

HANSPETER GYGER, Basel

mit 37 Abbildungen

INHALT

A. Einleitung	30
B. Das Material	32
1. Fundort	32
2. Ausbeute	33
C. Ökologische Beobachtungen am Fundort	34
1. Feuchtigkeit	34
2. Temperaturuntersuchungen	34
3. Licht	41
D. Das Verhalten adulter Japygiden ihren Artgenossen und ihrer Nahrungsbeute gegenüber	42
E. Methoden	45
1. Zuchtmethoden	45
2. Präparationsmethoden	47
F. Beobachtungen an den Zuchten	48
1. Befruchtung	48
2. Eiablage	50
a) Zeit und Ort	50
b) Verhalten des legenden Weibchens	52
c) Beschaffenheit der Gelege	54
3. Verhalten des Weibchens nach der Eiablage	55
4. Die ersten Stadien der postembryonalen Entwicklung	56
a) Das Schlüpfen	56
b) Die beiden ersten Häutungen	58
c) Diagnose der ersten drei Stadien	63
d) Beobachtungen zum Dotterabbau während der Postembryonalentwicklung	70
e) Hinweise auf die Entwicklung einzelner Organsysteme	71
5. Die Weiterentwicklung der Adulttiere	71
a) Die Grenzen der angewandten Zuchtmethoden	71
b) Sekundäres Geschlechtsmerkmal an der Zange	72
c) Spätere Häutungen	75
d) Die jährliche Periodizität des Entwicklungsablaufes adulter Tiere	80
e) Einfluss der Temperatur auf die Weiterentwicklung der Adulttiere	81
f) Zusammenhänge zwischen Alter, Geschlecht, Körpergrösse und Chätotaxie	85
G. Zusammenfassung	92
H. Literaturverzeichnis	93

A. EINLEITUNG

Die systematische Bewertung ungeflügelter Arthropodenformen erlebte in den vergangenen 200 Jahren sehr mannigfaltige Veränderungen. Die «*Aptera*» der Zeit LINNÉs enthielten ausser den flügellosen Insekten noch sämtliche eindeutig nicht insektenartigen Arthropoden. Gegen das Ende des letzten Jahrhunderts schälte sich aus dieser Formenfülle die Unterklasse der *Apterygota* heraus. BRAUER prägte 1885 für diese Gruppe den Namen *Apterygogenae*. Sie enthält folgende Ordnungen:

- I. Collembola
- II. Protura
- III. Diplura
- IV. Thysanura

Die Bezeichnung *Apterygogenae* wie auch der gleichwertige deutsche Ausdruck, primär flügellose Insekten, weisen auf den Standpunkt hin, dass es sich hier um Insektenformen handle, welche im Laufe ihrer Stammesentwicklung auf flügelloser Stufe stehengeblieben seien. Es wird dabei angenommen, dass sich die geflügelten Insekten aus diesen «Urinsekten» abgeleitet hätten.

Dieser Standpunkt wird nun von HANDLIRSCH (1908, 1926) heftig bestritten. Dieser Autor sieht in der heute noch unter dem Namen *Apterygota* zusammengefassten Gruppe hochspezialisierte Formen, deren Entwicklung aber rückläufig vor sich ging. Die Geschlechtsreife dieser flügellosen Tiere wertet HANDLIRSCH als Neotonie, als Larvenreife von Tieren, welche ursprünglich zu geflügelten Formen weiterentwickelt haben sollen. Es sind vor allem paläontologische Gründe, welche HANDLIRSCH zu seiner bereits umrissenen Stellungnahme führen. Als Fossilien waren die Apterygoten lange nur in Form der Collembolen des oligozänen Bernsteins bekannt. Im Hinblick auf das viel frühere Auftreten geflügelter Insektenformen im Carbon (Palaeodictyopteren) betrachtete HANDLIRSCH die Apterygoten als fossil junge und hochspezialisierte Formen.

Nachdem nun im Jahre 1926 die Entdeckung von *Rhyniella praecursor* (HIRST & MAULIK) bekannt wurde, hatte man ein fossiles Zeugnis dafür, dass bereits im Devon Collembolen existierten. Die Morphologie von *Rhyniella* entspricht jener recenter Collembolen. Dies spricht dafür, dass wir in den Collembolen eine sehr alte Gruppe vor uns haben müssen.

TILLYARD (1930) baut sein System völlig anders auf als HANDLIRSCH. Er sieht in den Collembolen die ursprünglicheren Merkmale verwirklicht als in den geflügelten Insekten. Nach seiner Ansicht, welche vornehmlich auf morphologischen und ontogenetischen Kriterien beruht, treten in der Stammesentwicklung der Insekten die protomorphen Collembolen

vor den epimorphen Pterygoten auf. Nach TILLYARD verläuft diese Entwicklung von der Protomorphose über die Anamorphose zur Epimorphose.

Sowohl HANDLIRSCH wie TILLYARD beleuchten die Apteriygoten in erster Linie im Zusammenhang mit einer möglichen Ableitung der Pterygoten. Die bisher feststehenden Tatsachen der Entwicklungsweise, sowie morphologische Faktoren berechtigen eine Diskussion darüber, ob nicht einzelnen oder allen Gliedern der umstrittenen Unterordnung der Apteriygoten eine von der Klasse der Insekten verschiedene Phylogenie zukommt. Diese Diskussion wird vor allem dadurch erschwert, dass uns aus den zur Beurteilung dieser Frage interessanten carbonischen und vorcarbonischen Formationen praktisch keine Fossilien zur Verfügung stehen. Lediglich die Collembolen sind als Thermaleinschlüsse im englischen Devon gefunden worden. Wenn eine für Systematik und Phylogenie entscheidende Frage nicht paläontologisch beantwortet werden kann, dann muss versucht werden, in der Morphologie und in der Biologie rezenter Vertreter der diskutierten Gruppe nach Belegen zu forschen.

In morphologischer Hinsicht ist das von verschiedenen Autoren zusammengetragene Tatsachenmaterial über Apteriygoten recht ansehnlich. Da aber die systematische Stellung einer Form nicht allein durch ihre Morphologie bestimmt, sondern durch sämtliche Erscheinungsformen ihres Lebens geprägt wird, muss hier auch biologischen, vor allem ontogenetischen Tatsachen eine entscheidende Bedeutung zugewiesen werden.

Die vorliegende Studie reiht sich in eine Serie von Arbeiten ein, welche seit einigen Jahren an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. ED. HANDSCHIN angeregt und durchgeführt worden sind.

Im Laufe von Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung «apteriygoter Insekten» hatten LINDENMANN'S Untersuchungen über *Orchesella* Tatsachen zutage gefördert, die gleichzeitig von SWEETMAN an *Lepisma* eine bestätigende Parallele erfuhren. Die zahlreichen postadulten Häutungen und Legeperioden der Tiere zeigten in den Apteriygoten besonders eigenartiges, fast crustaceenartiges Verhalten, dass eine Überarbeitung der einzelnen Familien dringend notwendig wurde. VON ORELLI hat daraufhin die Capodeiden untersucht, während mir die Aufgabe zufiel, die Japygiden in ihrem postembryonalen Verhalten etwas näher zu betrachten, um sie in die bereits vorliegenden Untersuchungen einzureihen.

So kam in den Jahren 1951–1958 die vorliegende Studie zustande. Wenn trotz der langen Zeit auf viele der anfänglich gestellten Fragen heute noch keine eindeutige Antwort gegeben werden kann, so muss dafür in Berücksichtigung gezogen werden, dass die Beschaffung und Zucht der Tiere auf grosse Schwierigkeiten stiess, die bis jetzt noch nicht restlos

überwunden werden konnten. Vor allem ist es die grosse Mortalität der Jungtiere vor der 4. Häutung und die Unmöglichkeit, solche in der Natur bis jetzt aufzufinden.

Die verschiedenen Aufzucht- und Materialschwierigkeiten liessen Untersuchungen in ökologischer Richtung ratsam erscheinen. Dabei wurden Temperaturdaten ermittelt, welche unter anderem auch in dem Zusammenhang als interessant erscheinen mögen, dass *Dipljapyx humberti* nach bisherigen Kenntnissen hier in Basel auf der Grenze seiner Verbreitung lebt.

Herrn Prof. HANDSCHIN möchte ich hier für meine ständige Führung sowie für die zahlreichen Anregungen herzlichst danken. Auch Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN bin ich für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und für die Erlaubnis, die histologischen Arbeiten in der Zoologischen Anstalt durchführen zu dürfen, zu grossem Dank verpflichtet. Der botanische Garten stand mir dank der Erlaubnis des Herrn Prof. Dr. M. GEIGER stets als Materialquelle zur Verfügung. Auf Grund seines grosszügigen Entgegenkommens konnten auch hier die Temperaturuntersuchungen durchgeführt werden. Ich bin ihm dafür, dass ich die Einrichtungen des Botanischen Institutes und die Mitarbeit seines Personals in Anspruch nehmen durfte, zu grosstem Dank verpflichtet.

Mein herzlichster Dank gebührt auch zwei Gärtnern des Botanischen Gartens, den Herren DETTWILER und SIEGRIST, welche mir in jahrelanger Treue beim Einsammeln des Materials behilflich waren. Ihrer Aufmerksamkeit verdanke ich meine besten Fangerfolge.

Schliesslich verdanke ich Herrn Dr. J. SCHWEIZER herzlichst die Diagnose der Milben, welche sich auf Tieren meiner Zuchten vorfanden¹.

Meiner lieben Frau danke ich aufs herzlichste für das Verständnis, das sie dieser Arbeit stets entgegenbrachte. Ihr täglicher, oft aufopfernder Beistand trug manchmal wesentlich zum guten Vorankommen bei.

B. DAS MATERIAL

1. Fundort

Die Japygiden, die Gegenstand der vorliegenden Arbeit sind, stammen fast ausschliesslich aus dem Botanischen Garten von Basel.

Die von WYGODZINSKY 1941 angeführte Fundstelle für *Dipljapyx humberti* (Grassi) und *Metajapyx leruthi* (Silvestri) (Garten an der Missionsstrasse) befindet sich ganz in der Nähe des Botanischen Gartens. Weitere Tiere konnten auch in einem anderen Garten derselben Stadtgegend festgestellt werden.

¹ Die Publikation dieser als neu erkannten Milbenart erfolgt in anderem Zusammenhang durch Dr. J. SCHWEIZER.

Verschiedene Exkursionen in den Jahren 1952–1957 nach den der Stadt benachbarten Gebieten des Sundgauer Hügellandes, des Tafel- und des Kettenjuras vermochten keine weiteren Fundstellen zu erschliessen. Gleicher Misserfolg war Nachforschungen im Gebiet der Sundgauer Deckenschotter und an WYGODZINSKY'S Fundstelle für *Metajapyx leruthi* (Silvestri) am Zusammenfluss von Lützel und Birs beschieden.

Die in den Jahren 1951 bis 1958 im Rahmen dieser Arbeit ausgebeuteten Fundstellen für *Dipljapyx humberti* sowie auch jene, die von WYGODZINSKY anno 1941 erwähnt wird, befinden sich alle innerhalb künstlicher Gartenanlagen. Der Botanische Garten von Basel, in welchem an verschiedenen Stellen die Art *Dipljapyx humberti* gefunden werden kann, besitzt kein einheitliches Bodenprofil. Er liegt auf dem Areal eines früheren Friedhofes, und bei Aushubarbeiten kann man an bestimmten Stellen auf Skeletteile alter Gräber stossen. An andern Stellen findet man unter Aufschüttungsmaterial in 2 bis 3 m Tiefe alten, gewachsenen Boden, oder aber es zeigt sich schon in 50 cm Tiefe das harte Schotterbett früherer Weganlagen. Der mit den verschiedensten Pflanzen bestellte Boden besteht aus einer lehmigen Erde von brauner, gelbstichiger Farbe. Diese Erde stammt aus dem Aushube der Anno 1901 erbauten Pauluskirche. Die Pauluskirche erhebt sich in einem Stadtgebiet, welches vor seiner Überbauung am Ende des letzten Jahrhunderts zum Teil von den Alluvionen der Nebenbäche des Birsigs bedeckt war.

Der hier abgelagerte Bachschwemmlehm stammt aus den mit Löss bedeckten Erhebungen des Sundgauer Hügellandes.

2. Ausbeute

Man findet die Japygiden am besten, wenn man die flachen Trittsteine, welche in den Gartenbeeten liegen, hochhebt. Die flinken und lichtscheuen Tiere ergreifen dann meist rasch die Flucht. Mit einem nicht zu kleinen Fangglase lassen sie sich aber gut erhaschen. Selbst unter grösseren Steinplatten findet man selten mehr als ein Tier. Oft müssen sogar mehrere Steinplatten vergeblich hochgehoben werden, bis wieder ein weiteres Tier gefunden wird. Es gibt Tage, ja ganze Monate, während welcher überhaupt keine Fangfolge erzielt werden können.

Die folgende Übersicht stellt dar, wie sich die Fänge der Jahre 1952 bis 1957 auf die verschiedenen Monate verteilen.

Monat:	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
Anzahl:	—	3	8	49	21	9	—	24	38	68	109	22

Im Frühjahr und im Herbst ist eine deutliche Zunahme des Vorkommens zu verzeichnen, während in den Monaten mit Extremtemperaturen keine Tiere angetroffen werden. Diese Fangergebnisse sind folgendermassen zustande gekommen: Die Kontrollgänge im Botanischen Garten

fanden nicht nach einem vorgefassten Schema in regelmässigen Zeitabständen statt. Obwohl in allen Monaten unter den Steinen nachgesehen wurde, lag die Veranlassung nahe, in Zeiten, die sich als ertragreich erwiesen, des öfteren zu kontrollieren. Zwei Gärtner waren meistens, durch ihre Arbeit bedingt, über das Auftreten von Japygiden unterrichtet. Manches schöne Fangergebnis konnte dadurch erzielt werden, dass nach einer telefonischen Nachricht durch ein Mitglied des Gartenpersonals eine grössere Suchaktion eingeleitet wurde. Bei Umgrabarbeiten sowie beim Aus- und Einpflanzen verschiedener Gewächse konnten Japygiden bis zu Spatenstichtiefe unter der Erdoberfläche beobachtet werden. Die Gärtner fingen bei dieser Gelegenheit zahlreiche Tiere und bewahrten sie in Fanggläsern auf. Die insgesamt 351 Tiere wurden zu den verschiedensten Tageszeiten gefangen. Des Nachts fanden keine Kontrollen statt, da abends der Garten geschlossen wird.

C. ÖKOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN AM FUNDORT

1. Feuchtigkeit

Mehrere Male konnte beobachtet werden, dass kurze Zeit nach ausgiebigen Regenfällen die hier untersuchte Japygidenart in vermehrter Masse unter den Steinplatten auftrat. Der Boden war noch in ausgesprochen nassem Zustande, als bei der jeweiligen Kontrolle unter zahlreichen Trittsteinen Tiere vorhanden waren. Wie bereits erwähnt, findet man die Art hier in Lehm Boden, also in einem Substrate hoher Wasserkapazität. Das Regenwasser wird vom Lehm Boden meist vollständig aufgenommen, ohne dass welches abfließt oder gleich durchsickert. Die jährliche Niederschlagsmenge Basels von 800 mm ist ziemlich gleichmässig auf das Jahr verteilt. Es ist lediglich ein leichtes sommerliches Niederschlagsmaximum zu beobachten. Die Feuchtigkeit des Bodens ist unter solchen Voraussetzungen im Verlaufe des Jahres keinen extremen Schwankungen unterworfen. Während trockener Sommertage werden die Kulturen des Gartens ausserdem künstlich besprengt. In trockenen Bodenstellen sind hier nie Japygiden vorzufinden.

2. Temperaturuntersuchungen

Die über die Bodenfeuchtigkeit festgestellten Tatsachen bieten zu wenig Anhaltspunkte, um die jährlichen Schwankungen des Auftretens der Japygiden zu erklären. Ausserdem muss die ökologische Regel berücksichtigt werden, dass Feuchtigkeit und Temperatur nicht als getrennte Faktoren auf ein Lebewesen einwirken, sondern dass das Zusammenwirken der beiden Faktoren die Lebensbedingungen eines Organismus bestimmend beeinflusst.

Es erschien deshalb ratsam, den Temperaturverlauf im Boden näher zu untersuchen.

Bei derartigen Temperaturuntersuchungen muss beachtet werden, dass Thermometer ablesungen nur Aufschlüsse über momentane Temperaturzustände des untersuchten Substrates vermitteln. Für den Entwicklungsgang eines Lebewesens ist jedoch massgebend, welche Wärmemenge es im Laufe einer bestimmten Zeit aus seiner Umgebung aufnehmen kann. Da die Temperaturen unter natürlichen Bedingungen nicht konstant sind, müsste man viele Einzeltemperaturwerte über die ganze Beobachtungszeit hinweg ermitteln. Den Bestimmungen arithmetischer Mittelwerte solcher Einzeltemperaturbeobachtungen kommt keine grosse Bedeutung zu, denn die Entwicklungsgeschwindigkeiten der Organismen verlaufen nicht proportional den Temperaturen. Alle biologisch-chemischen Reaktionen gehen bei erhöhten Temperaturen um ein mehrfaches rascher vor sich, als dies in der Zahl der vermehrten Temperaturgrade ausgedrückt wird (RGT-Regel VAN'T HOFFS 1884). Abgesehen von diesen theoretischen Einwänden würden erhebliche technische Schwierigkeiten auftreten, wenn in tieferen Bodenschichten in kürzeren Zeitintervallen Thermometerablesungen vorgenommen werden müssten. Auch die verschiedenen Methoden thermographischer Aufzeichnungen über den Temperaturverlauf im Boden erfordern einen grösseren technischen Aufwand.

Solche Überlegungen waren wegleitend, als in den Jahren 1939–1941 im Agrikultur-chemischen Institut der ETH eine neue Methode der Temperaturmessung auf chemisch-physikalischer Grundlage entwickelt wurde (H. PALLMANN, E. EICHENBERGER & A. HASLER 1940).

Diese Methode kam in kleinem Rahmen im Botanischen Garten zur Anwendung, um die Temperaturbedingungen am Fundort aufzuklären.

Die Methode arbeitet nach folgendem Prinzip:

Eine wässrige, gepufferte Lösung von Rohrzucker (Saccharose) wird steril in Glasampullen eingefüllt. Diese werden zugeschmolzen und in die zu untersuchende Bodenschicht eingelegt. Mit einem Salzsäure-Zitrat-Puffer ist der pH-Wert der Lösung auf eine Grösse zwischen 2,5 und 3 festgelegt worden.

Durch die vorhandenen Wasserstoffionen wird in wässriger Lösung der Rohrzucker invertiert; er wird in Traubenzucker und in Fruchtzucker zerlegt. Steigende Temperaturen beschleunigen diese Inversion stark. Da man den funktionellen Zusammenhang zwischen Inversionsgeschwindigkeit und Temperatur kennt, ist es möglich (für eine bestimmte Versuchsdauer), die chemisch wirksame Mitteltemperatur eT aus der Menge des invertierten Rohrzuckers zu berechnen. Das Verhältnis zwischen den Mengen des verbliebenen und des invertierten Rohrzuckers wird polarimetrisch bestimmt. Auf diese Weise kann die wirksame Mitteltemperatur (eT -Zahl) über Zeiträume von einigen Tagen, Wochen oder

Monaten ermittelt werden. Der Sinn, die Rohrzuckerinversion als Maßstab biologischer Temperaturmessung zu wählen, liegt darin, dass bei erhöhter Temperatur nicht nur die Rohrzuckerinversion eine Beschleunigung erfährt, sondern auch alle jene biologischen Vorgänge, von welchen man annehmen darf, dass sie chemisch bedingt sind. In dieser Hinsicht werden die eT -Werte als wirksame Temperaturmittel den Aussagen der RGT-Regel VAN'T HOFFS gerecht. Das mit Hilfe der Rohrzuckerinversion gemessene exponentielle Temperaturmittel eT ist denn auch stets grösser als das aus dem Temperaturgang errechnete arithmetische Mittel.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen über ein Verfahren, welches im grösseren Rahmen durch das Agrikultur-chemische Institut der ETH im Schweizerischen Nationalpark zur Erforschung von Lokalklimaten angewendet wurde (H. PALLMANN & E. FREI 1943), sollen hier noch einige technische Hinweise auf die erfolgte Anwendung dieser Methode im Botanischen Garten Basel bekannt gegeben werden.

Die fraglichen Ampullen besaßen ein Fassungsvermögen von 20 ccm. Bevor sie zum Sterilisieren in den Wärmeschrank kamen, wurden sie mit destilliertem Wasser gefüllt und im Dampfautoklaven auf 115° erhitzt, um allfällige, in den oberflächlichen Glasschichten enthaltene Ionen zu entfernen. Diese künstliche Alterung des Glases wurde zweimal hintereinander vorgenommen.

Die polarimetrischen Ermittlungen, sowie sämtliche andern Laborarbeiten konnten im Botanischen Institut der Universität Basel ausgeführt werden. Das Institut liegt am Botanischen Garten. Ein komplizierter Transport der Ampullen mit Eiskühlung liess sich also umgehen. Zur Bestimmung der Drehwinkel der optisch aktiven Zuckerlösungen diente ein kleines Polarimeter von LEITZ. Wir arbeiteten mit einer 5-cm-Röhre.

Die für die Berechnungsansätze sehr wichtigen genauen pH-Werte der Zucker-Puffer-Lösungen bestimmte ein BECKMANScher 'pH-Meter auf elektrometrischem Wege.

Für die Untersuchungen der Bodentemperaturen wurde eine Stelle des Gartens gewählt, welche durch frühere ergiebige Japyx-Funde bekannt war. Es handelt sich um das eine Ende einer Gartenfläche, die hier mit den verschiedensten Liliaceen und Amarylidaceen bepflanzt war. Um dem Personal den Zugang zu den Pflanzen besser zu ermöglichen, ist die erwähnte Gartenfläche von zahlreichen schmalen Wegen durchzogen. Diese Wege bestehen aus Reihen rechteckiger rötlicher Steinplatten, und unter diesen können die Japyxe zu gegebener Zeit gefunden werden. Aus einer solchen Plattenreihe hob man einen der Steine heraus. An seiner Stelle liess sich jetzt ein 50 cm tiefer Schacht graben (Abb. 1). In die Seitenwände dieses Schachtes wurden nun mit einem Stahlrohre zylindrische Löcher gestochen, welche zur Aufnahme der Messampullen bestimmt waren. Mit diesem Verfahren musste also das Gefüge der Boden-

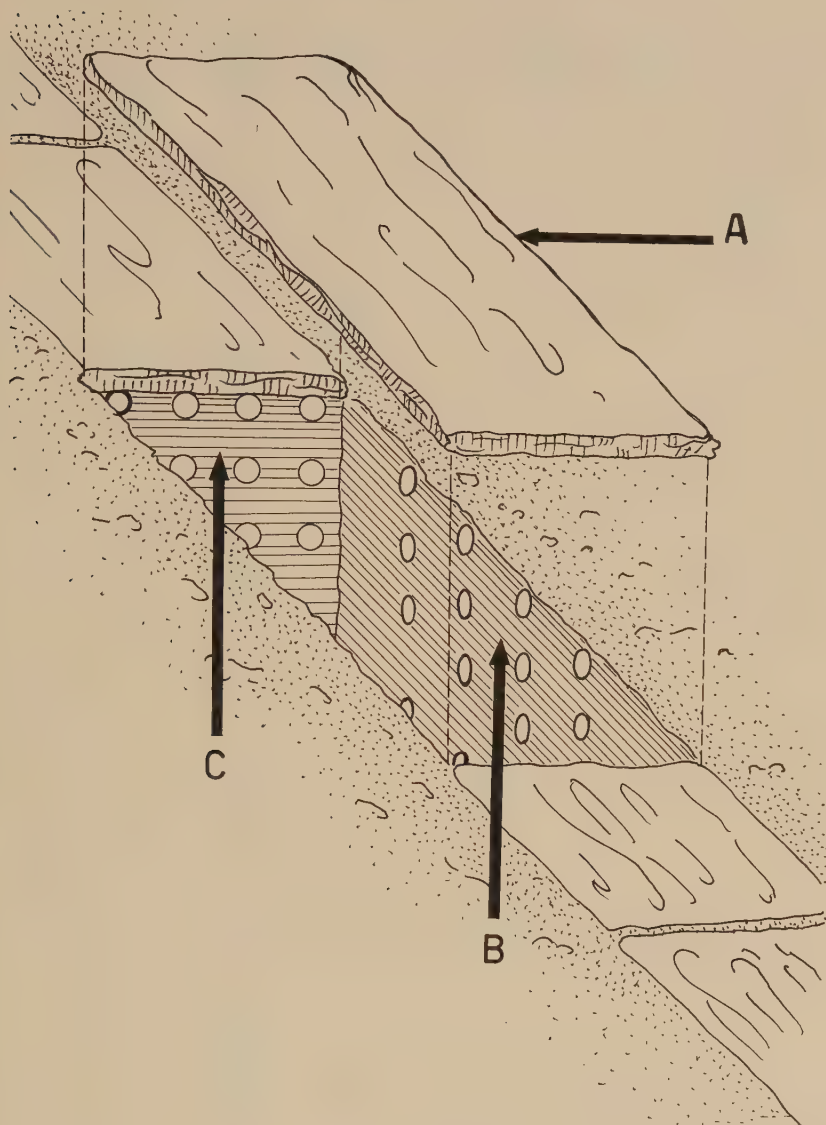


Abb. 1. – Übersicht zur Lage der Inversionsampullen. A Weggehobene Steinplatte; B Ampullenstation unter der freien Oberfläche eines Gartenbeetes; C Ampullenstation unter einer Steinplatte

schichten, welche die Messampullen direkt umgaben, nicht auseinandergerissen werden. Die Abbildung 2 stellt dar, nach welchem Schema die Ampullen im Boden plaziert wurden, und enthält zugleich die ermittelten eT -Werte.

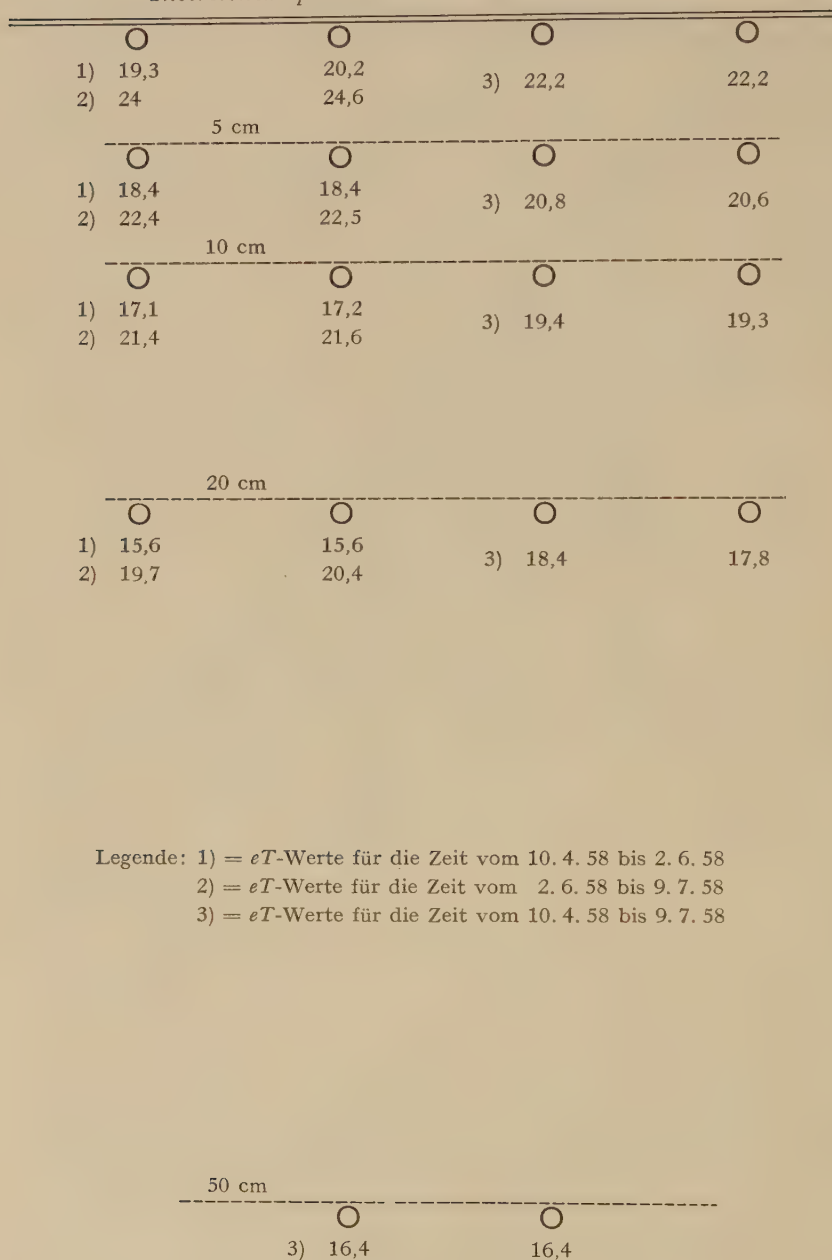
Inversionsampullenstation unter einem Trittstein

Abb. 2. – Lage der einzelnen Messampullen

Inversionsampullenstation unter einem Gartenbeet

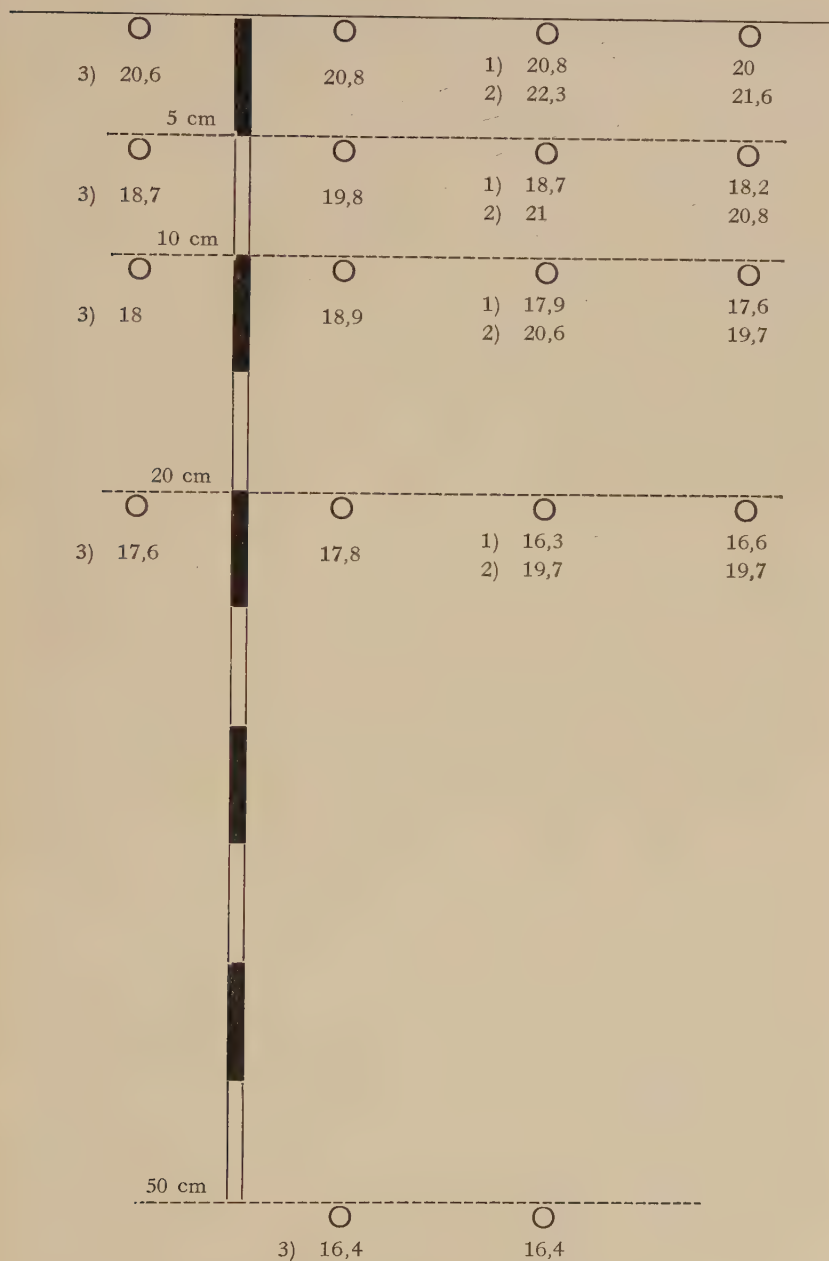


Abb. 2. – Lage der einzelnen Messampullen

Das Bodenprofil gestaltet sich an der Meßstelle folgendermassen: Da es sich um bebauten und ständig bearbeiteten Boden handelt, fehlen die durch Bestandesabfälle geprägten Oberschichten des A-Horizontes. Die H-Schicht reicht bis in 20 bis 30 cm Tiefe. Der Übergang zum B-Horizont findet in 50 cm Tiefe auf dem Schotterbett einer ehemaligen Weganlage seine deutliche Grenze. Das Schotterbett bildet einen sekundären, künstlichen C-Horizont.

Als die Ampullen an Ort und Stelle gebracht waren, wurde der gegrabene Schacht zugeschüttet und die weggehobene Steinplatte wieder in ihrer früheren Lage eingefügt. Dies geschah am 10. April 1958. Am 2. Juni 1958 wurde der Schacht nochmals aufgegraben, um einen Teil der Inversionsampullen durch neue zu ersetzen. Diese neuen Ampullen blieben mit dem restlichen Teil der schon am 10. April 1958 eingegrabenen im Boden, bis schliesslich am 9. Juli sämtliche Ampullen ausgegraben wurden. Auf diese Weise konnten die eT -Werte über drei verschiedene Messperioden gewonnen werden; nämlich vom 10. 4.–2. 6., vom 10. 4.–9. 7. und schliesslich vom 2. 6.–9. 7. Einige Inversionsampullen befanden sich über die erwähnten Versuchszeiten in Thermostaten. Sie ergaben beim Auswerten eT -Werte, die der jeweiligen Thermostaten-temperatur entsprechen. Hiermit ist das richtige Funktionieren der angewendeten Lösungen belegt.

Diskussion der ermittelten Temperaturresultate

Geringe Schwankungen der eT -Werte von auf gleicher Höhe in den Boden eingesetzten Ampullen können folgende Ursachen haben:

1. Das Schattenspiel der die Meßstelle umgebenden Pflanzen bedingt eine unregelmässige Temperaturverteilung auf der Bodenoberfläche.
2. Der Präzision der Ampullenplatzierung im Boden sind Grenzen gesetzt. In den der Bodenoberfläche nahen Schichten verläuft die Temperaturkurve aber sehr steil, so dass geringe Tiefendifferenzen der Ampullen sich bereits merkbar auf die Messresultate auswirken können.

Feststehende Resultate

1. In 50 cm Tiefe herrschen bereits ziemlich einheitliche Temperaturverhältnisse. Der Unterschied, ob die Bodenoberfläche freiliegt oder durch Steinplatten bedeckt ist, wird hier nicht mehr registriert.
2. Am meist beobachteten Aufenthaltsort der Japygiden, nämlich direkt unter der Steinplatte, betragen die Maximalwerte 24° und $24,6^{\circ}$ C. Sie gelten für die Zeit vom 2. 6. bis 9. 7.

Einwände gegen diese Resultate

Sicher würden diese Maximalwerte im Verlaufe des Monats Juli noch etwas weiter ansteigen. Es ist auch darauf hinzuweisen, dass die eT -

Werte die niedrigeren Nachttemperaturen mit einbeziehen. Am 31. Juli 1958 um 14.30 Uhr ergab eine direkt unter einer Steinplatte vorgenommene thermometrische Messung 32° . Könnte man einen Temperaturdurchschnitt ermitteln, welcher allein die Tagestemperaturen umfasst, so würde dieser mit Sicherheit einige Grade höher liegen als die hier zusammengestellten eT -Werte. Da aber das Auftreten von Japygiden unter den mehrmals erwähnten Steinplatten stets des Tags und nie des Nachts verfolgt wurde, müssten eigentlich reine Tages- eT -Werte erwogen werden, um das beobachtete Auftreten zu beurteilen. Es leuchtet ein, dass dies mit dem beschriebenen Ampullenverfahren technisch nicht möglich ist.

Man muss auch erwägen, ob die Tiere nicht nur eine jährliche, sondern auch eine tägliche vertikale Wanderung durchführen und sich auf diese Weise stets in Bodenschichten aufhalten, welche ihrer Temperaturpräferenz gerecht werden. Um diese Verhältnisse richtig abzuklären, müssten ebensoviele Nachtbeobachtungen wie Tagesbeobachtungen vorliegen. Da den Nachtbeobachtungen verschiedenste erschwerende Umstände im Wege standen, wurde vorderhand völlig auf sie verzichtet.

Immerhin vermitteln die vorliegenden eT -Werte einen bedeutend umfassenderen Eindruck über den Temperaturverlauf im Boden, als dies durch Thermometerablesungen geschehen könnte. Die gewonnenen Resultate sollen später, wenn von der Temperaturabhängigkeit der Entwicklung die Rede sein wird, nochmals zu einem Vergleich herangezogen werden.

Die Messperioden wurden so angesetzt, weil sich im Boden in dieser Zeit, wie später ausführlicher berichtet wird, die Embryonalentwicklung sowie die ersten Stufen der Postembryonalentwicklung vollziehen.

3. Licht

Die Japygiden sind blind. Wie viele Bodentiere sind sie lichtscheu. Ihre Haut, welche bis auf die braunen letzten Abdominalsegmente blassgelb ist, schützt sie denn auch wenig vor den Bestrahlungen der Sonne. Bei der Aufnahme von Makrophotographien mit Hilfe eines Elektronblitzlichtgerätes konnte beobachtet werden, dass das Aufleuchten der Blitzröhre eine sofortige, auffällige Schreck- und Verteidigungsreaktion bei den Japygiden auslöste. Die Tiere warfen augenblicklich ihre mit Zangen bewehrten Abdomines hoch und ergriffen alsdann gleich die Flucht. Die Qualität der verwendeten Lichtquelle kommt mit ca. 5600° K der Farbtemperatur des Sonnenlichtes gleich. Die empfindliche Reaktion der Tiere weist darauf hin, dass, obwohl keine sichtbaren Lichtsinnesorgane vorhanden sind, optische Reize wahrgenommen werden, was im übrigen schon im lichtscheuen Verhalten zum Ausdruck kommt.

Weil in der natürlichen Umgebung der Japygiden kein Licht vorkommt, wurden auch die Zuchten dunkel gehalten.

D. DAS VERHALTEN ADULTER JAPYGIDEN IHREN ARTGENOSSEN UND IHRER NAHRUNGSBEUTE GEGENÜBER

Um für eine Tierart geeignete Zuchtmethoden zu erarbeiten, genügt es oft nicht allein, die ökologischen Besonderheiten der betreffenden Art zu berücksichtigen. So sind es vor allem Gründe des Verhaltens Vertretern der eigenen Art gegenüber, welche *Dipljapyx humberti* zu einem ziemlich schwierigen Zuchtobjekt stempeln. Bringt man nämlich einige Exemplare zusammen in ein Zuchtgefäß, so findet man über kürzere oder längere Zeit nur noch eines überlebend. Diese Beobachtung wird schon von KOSAROFF (1935) und PAGÈS (1951) mitgeteilt. Der überlebende *Japyx* erweist sich dann als wohlgenährt, während lediglich noch die stärker chitinierten Körperteile der andern Artgenossen im Zuchtgefäß aufzufinden sind. Bringt man zwei oder mehrere Tiere zusammen, so gewinnt man oft Gelegenheit, ihren Begegnungen beizuwohnen. Manchmal kann es längere Zeit dauern, bis sich zwei Tiere in einer mit Erde gefüllten Glasschale aufgespürt haben.



Abb. 3. – Zwei Japygiden beginnen miteinander Fühlung zu nehmen

Es lässt sich dabei beobachten, wie sich die Tiere mit ihren Antennen orientieren, indem sie im Vorwärtsschreiten alles eifrig betrillern, was sich vor ihnen befindet. Bewegen sich nun zwei Tiere aufeinander zu, so stellt man oft fest, dass beide innehalten, noch bevor sie mit ihren Antennen in direkte gegenseitige Berührung treten. Es sieht so aus, als ob sich beider Tiere eine gewisse Spannung bemächtigte. Der eben noch ausgestreck-

te Körper wird dabei oft in eine schwache S-Windung gelegt, aber vor allem beobachtet man häufig, wie die Zangen am Abdominalende wie zu einem Angriff leicht erhoben werden (Abb. 3). Die Tiere rücken jetzt vorsichtig gegeneinander näher und betasten sich lebhaft mit ihren Antennen. Hierauf kann man häufig sehen, dass sie beidseitig ruckartig zurückweichen. Berühren sich nach erneuter Annäherung schliesslich die beiden Köpfe, so geht eines der beiden Tiere zum Angriff über. Es schleudert sein Abdomen über den eigenen Kopf hinweg und versucht durch diese rasche Bewegung den Artgenossen mit der Zange zu fassen (Abb. 4). Der Gegenspieler verteidigt sich vielfach dadurch, dass er sofort mit der gleichen Bewegung pariert. So erlebt man es häufig, dass sich die beiden kämpfenden Tiere an den harten, chitinierten letzten drei Abdominalringen zu fassen bekommen. Unter heftigem Zappeln können sie sich dabei mehrmals überschlagen und lassen schliesslich wieder voneinander ab. Die letzte Angriffsphase dauert nur Sekundenbruchteile. Oft nehmen die beiden Japyxe gleichzeitig wieder ihre Ausgangslage ein und rücken erneut gegeneinander vor. Hin und wieder kommt es vor, dass das Duell unvermittelt abgebrochen wird und beide Tiere ihres Weges ziehen, bis sie scheinbar zufällig wieder aufeinanderstossen. Die



Abb. 4. – Phase eines Zweikampfes. Das Tier mit der erhobenen Zange greift an

einzelnen Phasen eines solchen Zweikampfes sind den verschiedensten Variationen unterworfen. Die Angriffsbewegung mit der Zange kann früher oder später erfolgen. Sie kann treffen oder verfehlen. Oft wird der Angriff gut pariert, manchmal ungeschickt. Gelingt es dem Angreifer, das andere Tier mit der Zange an einer schmalen und weichen Körperstelle, am besten gleich hinter dem Kopf, zu fassen, so ist er durch Zusammenpressen der Zange imstande, sein Opfer umzubringen. Jenes Tier, welches den Sieg davonträgt, schleift seine Beute meist eine geraume Weile hinter sich her, bis diese völlig regungslos geworden ist. Hierauf wird der getötete Artgenosse aufgefressen. Es ist zu sagen, dass in der Regel die grösseren und stär-

keren Individuen überleben. Die kleineren Stadien fallen diesen bald zum Opfer. Der Ausgang eines Zweikampfes hängt in keiner Weise vom Geschlecht der beiden Kampfpartner ab. Einmal unterliegt ein Männchen, ein anderes Mal wieder ein Weibchen. Ebenso greifen beide Geschlechter ihresgleichen an. Diese Beobachtungen sprechen gegen einen rituellen Charakter der Auseinandersetzungen.

Über die Ernährungsweise der Japygiden gibt KOSAROFF (1935) weitgehend Aufschluss. Die eigenen Beobachtungen decken sich grösstenteils mit seinen Darstellungen.

Nachdem sich ein Japyx an seine Beute herangestastet hat, ergreift er sie zunächst mit den Kiefern. Hernach greift die Zange gleich dem Stachel des Skorpions über den Kopf nach vorn. Nachdem das Beutetier mit den Zangen festgegriffen ist, streckt sich der *Japyx* aus und läuft, die Beute hinter sich her schleppend, davon. Das getötete Tier wird dann mit der Zange zum Mund geführt und gefressen. Die kammartigen Leisten der Maxillen eignen sich vorzüglich dazu, erbeuteten Arthropoden Eingeweide, Muskulatur und Fettkörper aus den Chitiningen ihrer Segmente herauszuziehen. Das Verhalten beim Bewältigen einer lebenden Beute kann in drei gut geschiedene Phasen unterteilt werden:

1. Fühlungnahme

Das zu überwältigende Tier wird mit den Sinnesorganen der Antennen lokalisiert. PAGÈS (1951) beschreibt diese Sinnesorgane als «sensilles placoides», als je sechs Sinnespapillen am Endglied der Antennen, sowie als je dreizehn Trichobothrien, welche auf die Antennenglieder drei bis sechs verteilt sind.

Obwohl bis zur Zeit keine sinnesphysiologischen Untersuchungen an *Japyx* vorgenommen worden sind, darf wohl angenommen werden, dass die beschriebenen Sinnesorgane geruchliche Reize vermitteln. Zur Phase der Fühlungnahme soll aber auch noch der erste Kontakt der Maxillen des Angreifers mit der Beute gerechnet werden.

2. Die Überwältigung

Sie beginnt mit der typisch skorpionartigen Angriffsbewegung der Zange und gestaltet sich unter Umständen als Duell mit einem wehrhaften Gegner aus. Am Ende dieser Phase wird die Beute in der Zange davon geschleppt, nachdem sie an einer schwachen Stelle gefasst worden ist.

3. Die Nahrungsaufnahme

Jetzt betätigen sich vor allem die Mundwerkzeuge. Sie zerkleinern die erworbene Nahrung und befördern sie in den Darmtraktus.

Verschiedene Beobachtungen belegen, dass *Dipljapyx humberti* nicht als rein carnivor bezeichnet werden darf. So weist schon PAGÈS (1951) darauf hin, dass er im Darmtraktus von Japygiden grössere Mengen von Pilzsporen vorfand. Unsere eigenen Ernährungsversuche haben gezeigt, dass sogar kleine Apfelstückchen von den Tieren angegangen werden. Auch aufgefundene Tierleichen und Stücke derselben werden nicht verabscheut, selbst wenn diese sich schon stark zersetzt haben.

Die im Kopffinnern gelegenen Mundgliedmassen treten bei der Nahrungsaufnahme aus der Mundöffnung heraus. Wenn der Fressakt unter der Binokularlupe beobachtet wird, lässt sich gut erkennen, wie die Maxillen mit ihren je fünf Kammleisten völlig vor dem Kopfe sichtbar werden.

Vergleicht man das Verhalten der untersuchten Japygiden ihren Artgenossen gegenüber mit ihrem Verhalten zu ihrer Nahrungsbeute, dann drängt sich die Annahme auf, dass diese Tiere auch die Angehörigen der eigenen Art als Nahrungsbeute betrachten.

Die Feldbeobachtungen an *Dipljapyx humberti* sprechen für eine ausgesprochen solitäre Lebensweise. Selten trifft man mehr als ein Tier unter einem Steine. Ein Massenauftreten, wie wir es von Collembolen kennen, kann überhaupt nie festgestellt werden. Bei dieser solitären Tendenz und der räuberischen Lebensweise könnte lediglich noch eine ausgeprägte Verteidigung des eigenen Jagdreviers, also ein Kampf ums Territorium, als Motiv der Auseinandersetzungen zwischen artgleichen Tieren angenommen werden.

E. METHODEN

1. Zuchtmethoden

Wenn es darum geht, eine Zuchtmethode für Bodentiere zu entwickeln, dann muss neben den Ernährungsproblemen, der Wahl des Substrates, in welchem die Tiere gehalten werden, eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Wie bereits erwähnt worden ist, besteht das natürliche Substrat, in welchem die hier untersuchte Japygidenart im Botanischen Garten anzutreffen ist, aus einer Lehmerde, die den Lösslehm des Sundgauer Hügellandes als mineralogische Grundlage hat. – Es lag nahe, diesen Boden in den Zuchtgefässen anzuwenden. Ausserdem wurde eine braune, gut gekrümelte Verwitterungserde verwendet, wie sie auf den benachbarten Kalkflächen des Jura zu finden ist. Schliesslich wurden auch Tiere auf humusreicher Komposterde und auf Torfmull gezogen. Überraschenderweise stellte sich dabei heraus, dass die Zuchten auf Torfmull gut gediehen, während die anderen Bodenarten, aber vor allem die Lehmerde, in den kleinen Zuchtgefässen mit der Zeit nachteilige Eigenschaften annahmen. So ging die gesunde Krümelstruktur des Bodens

verloren. Die Gliedmassen der Tiere verklebten durch anhaftende Bodenteile. Infolgedessen starben einige Japyxe an einer völligen Blockierung durch die Erdkrümel. Diese nachteiligen Erscheinungen lassen sich freilich dadurch beheben, dass die Erdfüllung der Zuchtgefässe regelmässig erneuert wird. Während der Inkubationszeit der Gelege und der darauf folgenden Aufzucht der Jugendstadien würde aber ein Auswechseln der Erde die Tiere irritieren. Wenn auch feststeht, dass auf Torfmoß gute Zuchterfolge erzielt werden konnten, so möchte ich hier trotzdem die Frage nach dem günstigsten Zuchtsubstrat offen lassen. Aus der Mortalität in den Zuchten kann nicht immer direkt auf die Qualität des Substrates geschlossen werden, da die Sterblichkeit noch durch die verschiedensten, von der Erde unabhängigen Voraussetzungen bedingt wird. Es ist hier vor allem auf die Gegebenheiten der Temperatur, der Feuchtigkeit und der Ernährung zu achten.

Unsere jüngsten Beobachtungen weisen darauf hin, dass es unter Umständen angezeigt wäre, während der verschiedenen Lebensabschnitte verschiedene Zuchtsubstrate anzuwenden.

Als Zuchtgefässe wurden mit Glasplatten bedeckte Petrischalen und mit Korkstopfen verschlossene Glastuben benutzt. Der Durchmesser der Petrischalen schwankte zwischen 7 und 12 cm. Die Glastuben waren alle 10 cm hoch und hatten einen Durchmesser von 2,5 oder 3 cm. Die glasbedeckten Petrischalen gewähren einen besonders guten Einblick in die Lebenstätigkeit der Tiere. Wird die beigegebene Erde etwas festgedrückt, halten sich die Japygiden mehr an der Oberfläche auf. Freilich kann man auch hier beobachten, dass verschiedentlich ein Gang unter dem festen Erdreich hindurch angelegt wird. Die Weibchen deponieren unter solchen Umständen ihre Eier meist auf der Erdoberfläche, wo sie der steten Beobachtung und der photographischen Aufnahme zugänglich sind. Ohne störende Einflüsse hervorzurufen, kann man die Tiere durch die auf den Petrischalen liegenden Glasplatten hindurch beobachten. Es ist einzig darauf zu achten, dass das Licht nicht zu lange einwirkt, denn die Tiere sind lichtscheu. Selbst beim vorsichtigen Abheben der Glasplatten reagieren sie oft empfindlich. Als eine Art von Verteidigungsreaktion erheben sie zunächst das zangenbewehrte Abdomen und ergreifen alsdann meist die Flucht.

Ein Nachteil der beschriebenen Verwendung von Petrischalen besteht darin, dass die Feuchtigkeit der Erde nicht sehr konstant gehalten werden kann. Die Erde muss des öftern befeuchtet werden, da die deckende Glasplatte das Entweichen von Wasserdampf nicht in genügendem Masse verhindert. Ist das zur Verfügung stehende Leitungswasser ziemlich kalkhaltig, dann empfiehlt es sich, mit destilliertem Wasser zu befeuchten, da sonst bald Kalkkrusten auf der Erde entstehen, welche wiederum die Bodenqualität ungünstig beeinflussen. Will man die Feuchtigkeit in den

Petrischalen annähernd konstant halten, dann müssen diese Zuchtgefäße in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume aufbewahrt werden. In dieser Hinsicht sind die korkverschlossenen Glastuben bedeutend bequemer.

Da die Tiere stark dazu neigten sich gegenseitig aufzufressen, waren Kollektivzuchten zum vornherein ausgeschlossen. Die Tiere mussten in Einzelhaft gehalten werden. Als Nahrung erhielten die Japygiden Blattläuse verschiedenster Arten und Stadien. Auch das Füttern mit Tubifex war erfolgreich. Sogar zerteilte Regenwürmer wurden angegangen.

2. Präparationsmethoden

Jugendformen sowie auch Adulttiere, welche morphologischen Untersuchungen dienen sollten, wurden zu mikroskopischen Präparaten verarbeitet. Gleiches geschah mit eingegangenen Individuen. Die Jugendformen gelangten entweder direkt in das Einschlussmittel von FEHLMANN, oder aber sie wurden entzweigeteilt und auf dem Objektträger unter dem Deckglas in Milchsäure erwärmt. Das Deckglas erhielt anschliessend einen Wachsrand. Die Adultformen wurden vor dem Mazerieren ebenfalls entzweigeteilt und darauf in konzentrierte Kalilauge verbracht, in welcher sie über einige Tage verblieben. Die übriggebliebenen Chitinhäute gelangten nun über destilliertes Wasser in Essigsäure. Nach einem mehrstündigen Essigsäurebad gestaltete sich ihre Weiterbehandlung nach einer der folgenden drei Methoden:

1. Einlegen in Säurefuchsin für 2-3 Stunden. Anschliessendes Hinaufführen durch die Alkoholreihe in Xylol und Einschliessen in Kanadabalsam.

2. Kurzes Spülen in destilliertem Wasser, Hinaufführen durch die Alkoholreihe über Xylol in Kanadabalsam.

3. Kurzes Spülen in destilliertem Wasser und direktes Einschliessen in Glycerin-Gelatine.

Einige der Adulttiere wurden gleich den Jugendformen direkt in das Einschlussmittel von FEHLMANN gebracht. Dieses Verfahren erwies sich als nicht befriedigend, da derart hergestellte Präparate an Transparenz und Helligkeit zu wünschen übrig liessen. Hingegen erwies sich die Fehlmannsche Lösung als vorzügliches Einschlussmittel für die Exuvien. Diese wurden bereits unter dem Deckglas in einem Tropfen der Lösung auf dem Objektträger erwärmt. Auf diese Weise erhält man die Präparate luftfrei. Als die Randpartien der Lösung etwas angetrocknet waren, konnte das Deckglas mit einem Azetonlack eingefasst werden. Das Fixieren der histologisch bearbeiteten Tiere geschah mit der Lösung von DUBOSQUE (Alkohol, Pikrinsäure, Formol) oder in einem warmen Ge-

misch von drei Teilen absolutem Alkohol und einem Teil Eisessig. An den Paraffinschnitten von 5–10 μ Dicke gelangten verschiedene Kern- und Plasmafärbemethoden zur Anwendung.

F. BEOBSACHTUNGEN AN DEN ZUCHTEN

1. Befruchtung

CALANDRUCCIO (1898) beschreibt sowohl von Japyx wie auch von Campodea Paarungszeremonielle. Nach seinen Angaben müsste bei den Diploren eine richtige Copula mit direkter Übertragung der Spermien stattfinden. Die Beobachtungen SCHALLERS (1954) und VON ORELLIS (1956) an Campodea weisen jedoch in eine völlig andere Richtung, die eventuell auch für Japyx in Frage kommen könnte. Die Beobachtungen dieser beiden Autoren belegen übereinstimmend eine indirekte Samenübertragung mittels Spermatophoren. Hiermit können einerseits die Angaben CALANDRUCCIOS in Frage gestellt werden, oder aber es besteht die Möglichkeit, dass neben der indirekten Samenübertragung eine Copula stattfindet. Alle eigenen Versuche, die Japygiden in den Zuchtgefässen zum noch völlig unbekannten Befruchtungsakt zu veranlassen, verliefen negativ. Für solche Versuche wurden erdgefüllte Petrischalen verwendet, welche schon längere Zeit ein weibliches oder ein männliches Tier in Einzelhaft beherbergten. Zu diesem Tiere, welches sich sein Revier in der Petrischale bereits seit Wochen oder gar Monaten aufgebaut hatte, wurde nun ein Tier anderen Geschlechts beigegeben. Man kann bei diesen Versuchen beobachten, wie etwa ein Weibchen dem Männchen über eine gewisse Zeit, welche Minuten dauern kann, in ca. 1–2 cm Abstand nachfolgt. Berühren sich schliesslich die beiden Partner, nimmt aber, soweit dies bis jetzt gesehen werden konnte, ihr Kontakt stets den Charakter einer «bewaffneten» Auseinandersetzung an, welche in bereits geschilderter Weise mit den Zangen ausgetragen wird. Andererseits konnte es geschehen, dass ein Männchen anlässlich der Anwesenheit des Weibchens in die unterirdischen Gänge seines Reviers eindrang. Soweit sich die Bewegungen dieses Männchens bei seinem Eindringen in die Galerien beobachten liessen, und soweit der unterirdische Gang einer Glaswand der Petrischale entlang führte, konnte festgestellt werden, dass das Männchen dann und wann wippende Bewegungen mit seinem Abdominalende ausführte.

Bei dieser Gelegenheit war nicht festzustellen, dass eine Geschlechtspapille vortrat, oder dass irgendwelche Stoffe oder Körper von der Geschlechtsöffnung ausgeschieden worden wären. In der Erde fanden sich keine Gebilde vor, welche als Spermatophoren hätten identifiziert werden können. Das erwähnte Männchen erschien wieder an der Oberfläche, stiess dabei auf das Weibchen, und es wiederholte sich die oft beobachtete

aggressive Auseinandersetzung, was den Anlass gab, die beiden Tiere wieder zu trennen.

Das wippende Gebaren des Abdomens, bei welchem sein 10. Segment gewöhnlich etwas nach oben gekrümmt wird, konnte am 28. April 1958 ebenfalls bei einem anderen Männchen beobachtet werden. Auch in diesem Falle sprechen keine zwingenden Gründe für einen Zusammenhang dieses Gebarens mit männlichem Geschlechtsverhalten. Es traten auch hier keine Spermatophoren zutage. Dem eben erwähnten Männchen wurde gleich ein Weibchen beigelegt, welches sich aber völlig indifferent verhielt, den Spuren des Männchens nicht folgte und von dessen Anwesenheit überhaupt keine Notiz zu nehmen schien. Zahlreiche Paarungsversuche, wie sie hier beschrieben sind, gelangten in den Herbst- und Frühjahrsmonaten zur Durchführung.

Da *Dipljapyx humberti* während der kalten Wintermonate keine Hautwechsel vollzieht, wäre von diesem Gesichtspunkt aus eine Aufnahme von Sperma schon im Herbst denkbar. Die Weibchen würden unter diesen Voraussetzung die männlichen Geschlechtszellen bis zur eigentlichen Befruchtung in ihren Samentaschen aufbewahren. Gegen diese Möglichkeit sprechen allerdings histologische Befunde an den männlichen Gonaden. Von acht geschnittenen Männchen, welche in den Monaten November bis Februar fixiert wurden, wiesen aber nur vier reife Spermien auf. Eines dieser vier wurde am 23. Januar fixiert, die andern drei am 25. Februar. Diese histologischen Belege müssten mit einem umfassenderen Material ausgebaut werden, um sicher behaupten zu können, dass sich die männliche Geschlechtsproduktivität von *Dipljapyx humberti* nur auf das Frühjahr beschränkt.

Da das Beobachtungsmaterial für Japygiden in Basel etwas knapp bemessen ist, trachteten wir in erster Linie danach, möglichst viele Tiere lebend zu erhalten. Die histologischen Befunde tragen den Charakter der Stichprobe. Ausgedehnte Untersuchungen über Spermiohistogenese und Oogenese würden ausserdem Zielsetzung und Rahmen dieser Arbeit überschreiten, so sehr sie sicher von allgemeinem Interesse wären.

Auch wenn bis zur Zeit keine Beobachtungen über Sexualkontakte bei Japygiden vorliegen, besteht die Möglichkeit, dass die beiden Geschlechter völlig unabhängig voneinander ihren Fortpflanzungsgeschäften nachgehen. Verschiedene Autoren beobachteten eine solche, sowohl zeitliche wie räumliche Unabhängigkeit der beiden Geschlechtspartner, bei Moosmilben (Oribatiden), Pinselfüsslern (*Pselaphognatha*) sowie bei Orchesellen. Hierbei legen die männlichen Tiere Spermatophoren ab, welche von einem später vorbeistreichenden Weibchen aufgenommen werden, ohne dass das Männchen mit dem Weibchen in näheren Kontakt tritt und dabei das Weibchen direkt zur Aufnahme der Spermatophore sti-

muliert oder nötigt, wie das wiederum bei anderen Arthropodengruppen beobachtet werden kann (Pseudoskorpione, Machiliden).

Inwieweit die Japyx-Männchen ein Wegleitungssystem errichten können, welches die Weibchen auf die Spermatophoren hinführt, ist noch unbekannt. Ohne ein solches System von Wegweisern wäre jedoch das Auffinden von Samenpaketen durch die Weibchen in Anbetracht der wenig dichten Japyx-Besiedlung im Botanischen Garten seltenen Fällen überlassen. Wenn nach der Möglichkeit eines Wegweisersystems gefragt ist, dann darf hier vielleicht auf die noch völlig unbekannte Funktion der Subcoxaldrüsen hingewiesen werden. Das beim Genus *Dipljapyx* mit zwei Haarreihen versehene Subcoxalorgan wurde von PAGÈS (1951) eingehend beschrieben. Es ist bei beiden Geschlechtern vorhanden, liegt am ersten Abdominalsternit und unterliegt einem schwach ausgeprägten Sexualmorphismus, von welchem in einem späteren Kapitel die Rede sein wird.

Wenn hier nach der Zusammenfassung von Zuchtbeobachtungen Möglichkeiten der Befruchtung in Erwägung gezogen wurden, so müssen jetzt noch nennenswerte Tatsachen erwogen werden, welche sehr für die Möglichkeit der parthenogenetischen Entwicklung der Eier sprechen. Neun Weibchen, welche im Laufe der Frühjahrsmonate ihre Eier ablegten und zum Schlüpfen brachten, weilten vor ihrer Eiablage über Monate in Einzelhaft. Sie konnten in dieser Zeit nie in den Kontakt mit männlichen Geschlechtsprodukten kommen. Diese Einzelhaft dauerte im Minimum vier Monate, im Maximum $7\frac{1}{2}$ Monate. Unter der Voraussetzung, dass die Männchen ihr Sperma nur im Frühjahr abgeben, handelt es sich hier um Parthenogenese. Verwirft man aber die Möglichkeit einer wenigstens partiellen Parthenogenese, so müsste man sich zu der im Rahmen der Apterygoten fast mehr Aufsehen erregenden Tatsache bekennen, dass eine Samenspeicherung bis über sieben Monate stattfindet. Restlose Klarheit über die mögliche Parthenogenese bei *Japyx* kann erst durch weitere Untersuchungen in histologischer und zytologischer Richtung erreicht werden.

PAGÈS (1951) berichtet, dass die Fangstationen, welche die Tiere seiner Zuchten liefern, nur Weibchen aufzuweisen hätten. Auch dieser Tatbestand deutet auf die Wahrscheinlichkeit einer parthenogenetischen Fortpflanzung. Hier in Basel treten die beiden Geschlechter ungefähr in der gleichen Zahl auf.

2. Eiablage

a) Zeit und Ort

Die Sammeltätigkeit im Botanischen Garten erschloss fast ausschliesslich oberflächliche Bodenschichten, so, wie sie unter den umgewendeten Steinplatten zutage traten. Hier konnten nie Gelege beobachtet werden.

Hingegen ergaben die Zuchten in der Zeit zwischen Frühjahr 1952 und 20. Aug. 1958 insgesamt 57 Eiablagen. Sofern man Tiere der Art *Dipljapyx humberti* nicht unter Temperaturbedingungen hält, welche sehr stark vom jährlichen Temperaturverlauf im Boden abweichen, halten sie sich an eine bestimmte Legezeit. Diese Tatsache, welche im Gegensatz zu den Legegewohnheiten von *Campodea* steht, wurde schon von mehreren Autoren festgestellt (CALANDRUCCIO 1898, PAGÈS 1951). SILVESTRI (1948) gibt als Legezeit für *Protjapyx maior* (Grassi) Anfang Mai bis Mitte Juni an. Während nach VON ORELLI 1956 sich 20 Gelege von *Campodea rhopalota* auf die Monate März bis Oktober verteilen und nur die Monate November bis Februar gelegefrei bleiben, liegen 27 im Rahmen vorliegender Untersuchungen beobachtete Gelege von *Dipljapyx humberti* über die Monate März bis Juni verteilt (Abb. 5). Weitere 30 Gelege kamen unter den besonderen Bedingungen verschiedener Thermostaten zustande und sollen an anderer Stelle erwähnt werden.

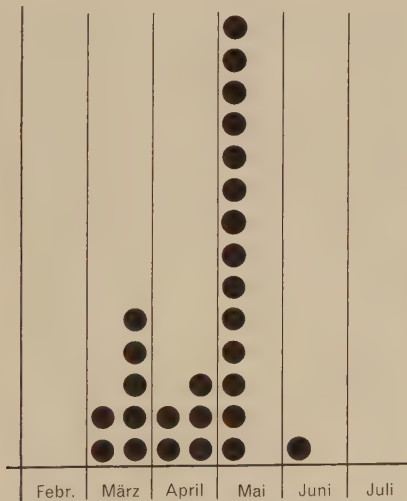


Abb. 5. – Verteilung der in den Jahren 1952–1957 beobachteten Eiablagen auf die Monatshälften des Frühjahrs

Einige Tage, bevor sich ein Weibchen zur Eiablage anschickt, kann man beobachten, wie es sich in einer Legemulde eingerichtet hat. Der Durchmesser einer solchen Höhlung oder Vertiefung liegt in der Größenordnung von 1 bis 1,5 cm. In den erdgefüllten Zuchtgefäßen beobachtet man diese Legemulden entweder an der Erdoberfläche oder aber in einigen Millimetern bis Zentimetern Tiefe unter der Oberfläche. Die an der Erdoberfläche liegenden Vertiefungen können rein zufällige Gebilde sein, aber häufig tragen sie das Gepräge einer vom Tier errichteten Anlage. Durch die Tiere eingerichtet waren aber alle unterirdischen Legenischen,

welche in den Zuchten beobachtet werden konnten, denn das in die Zuchtgläser eingefüllte Erdreich wies keine Lücken auf. Manchmal wird eine solche Höhlung einseitig von der Glaswand des Zuchtgefässes begrenzt. Dieser Idealfall erlaubt dann den Einblick in das sonst unserem Auge verborgene unterirdische Leben der Japygiden. Es konnte beobachtet werden, wie solche Höhlungen durch das Wegpressen des Erdmaterials mittels des eingekrümmten Abdomens entstehen. Die Oberfläche der vom Tier geschaffenen Mulde erhält auf diese Weise eine gleichmässig gewölbte, beinahe glatte Oberfläche. Dies ist bei bereits vorhandenen, zufälligen Bodenhohlräumen nicht, oder mindestens nicht in dem Masse der Fall. Werden die Tiere dunkel gehalten und bei den periodischen Kontrollen möglichst wenig gestört, so betrachten sie oft den Zwischenraum, der von der Erdoberfläche und dem Verschluss des Zuchtgefässes begrenzt wird, als eine Art natürlichen Hohlraum und schreiten dort zur Eiablage. Dabei wird vom Tiere keinerlei zusätzliche Legemulde geschaffen.

Dieser Fall trat am häufigsten bei Zuchten in Fanggläsern von nur 2,5 cm Durchmesser auf. Das Eiablage wurde dann oft direkt an die Glaswand geheftet. Auch diese Verhältnisse sind für das Beobachten ausserordentlich günstig.

Manchmal sitzt das Weibchen tage- oder gar wochenlang in einer schönen, selbst geschaffenen Höhlung. Man erwartet täglich die Eiablage und wird täglich enttäuscht. Es wurde dabei beobachtet, dass man nicht bei allen Weibchen, die über die Legezeit gehalten werden, die Eiablage feststellen kann. Es überrascht immerhin, dass solche Weibchen sich eine Höhlung anfertigen. Man ist aber noch weit mehr erstaunt, dass man gelegentlich selbst Männchen antrifft, welche sich eine solche «Legemulde» angefertigt haben. Einige Male fand sich später in der erwähnten Höhle das gehäutete Tier neben seiner Exuvie. Die Bedeutung der von Japygiden hergestellten Hohlräume erschöpft sich also nicht nur in der Brutfürsorge.

b) Verhalten des legenden Weibchens

Achtmal war es uns möglich, dem Legeakt eines Weibchens selbst beizuwohnen. Zweimal geschah er nachts und sechsmal des Tags. PAGÈS (1951) schreibt von *Dipljapyx humberti*: «Les pontes sont toujours faites la nuit.» Dieser Irrtum ist vor allem damit zu erklären, dass PAGÈS seine Aussage auf nur vier Eiablagen stützt und dass er den Legeakt selbst nicht beobachten konnte. Es bestehen auch kaum biologische Ursachen, warum eine blinde Form, welche normalerweise in das stete Dunkel eines unterirdischen Lebens gehüllt ist, sich in ihrer Aktivität an den Wechsel zwischen Tag und Nacht anpassen sollte. – Sicher sind für den Vorgang der Eiablage in erster Linie Temperatureinflüsse massgebend. Die Kurve des täglichen Temperaturablaufes gestaltet sich für jede Bodentiefe ver-

schieden. Es dürfte aber schwerfallen, die Tiere in ihrer natürlichen Umgebung, also gewissermassen im Felde, bei der Eiablage zu beobachten. Im Labor, wo alle Eiablagen von Japygiden beobachtet werden, herrschen aber die viel konstanteren Bedingungen, so dass auch ein Temperaturunterschied zwischen Tag und Nacht für die Eiablage kaum in Erwägung gezogen werden darf.

Alle Weibchen, die beim Eierlegen beobachtet werden konnten, hatten ihre ersten Eier bereits deponiert.

Das erste Ei hängt jeweils an einem braunen, konischen Stielchen, das wiederum auf einem konischen Füsschen steht, welches das ganze Gelege an einem Erdkrümchen, an einer Wurzel oder an der Glaswand des Zuchtgefässes verankert. Die beiden konusförmigen Gebilde halten mit ihren schmalen Enden zusammen, während die breiten Enden einerseits an der Unterlage des Geleges, andererseits am ersten Ei haften (Abb. 6).

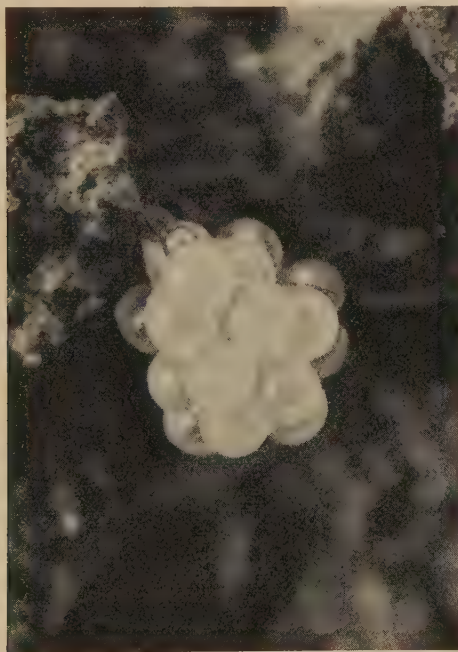


Abb. 6. – Gelege des Weibchens Z 16 am 11. 5. 56

Während des Legeaktes richtet das Weibchen sein Abdomen empor, so dass die Zangen nach vorn weisen und die Geschlechtsöffnung nach oben gerichtet ist. Zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment ist die Geschlechtspapille ausgestülpt (Abb. 7). Die Genitalpapille ist normalerweise an den Weibchen nur während der Eiablage zu beobachten gewe-

sen. Sie trägt an ihrem distalen Ende vier kleine Höckerchen, welche an den üblichen mikroskopischen Totalpräparaten der Tiere nur schwer wieder zu erkennen sind, da an diesen Präparaten die Genitalpapille eingestülpt ist. Aus der Geschlechtsöffnung, welche zwischen den erwähnten vier kleinen Höckern liegt, werden jetzt die Eier ausgeschieden. Während des Legens führt das Weibchen mit dem Abdomen wippende Bewegungen aus. Vorerst tritt ein Tröpfchen einer klaren Flüssigkeit aus der Legeöffnung. Gleich darauf quillt die trübe erscheinende Masse des Eihaltes hervor. Die zuerst ausgeschiedene klare Flüssigkeit umgibt die Eimasse. Sie wird später fest und dunkelt nach. Das frische ausgeschiedene Ei wird jeweils mit dem Abdomen an die bereits abgelegten Eier ange-drückt und klebt an diesen fest.



Abb. 7. – Weibchen während der Eiablage

Nun löst das Weibchen schliesslich seine Genitalpapille mit einem kleinen Ruck des Abdomens von der noch klebrigen Eihülle.

Eine Eiablage kann bis über zwei Stunden dauern. Die Eier folgen sich in Zeitintervallen von drei bis fünfzehn Minuten. Gegen das Ende der Eiablage sind die Zeitabstände zwischen dem Ausscheiden zweier Eier grösser als am Anfang.

c) Beschaffenheit der Gelege

Grössere und ältere Weibchen legen bis zu dreissig Eier ab, während die kleineren und jüngeren kleine Gelege von nur 10 bis 12 Eiern deponieren. Der Durchmesser der kugelförmigen Eier variiert zwischen 0,7 und 0,8 mm. Die endgültige Form des Geleges kann sich sehr verschieden gestalten. Am häufigsten ist die Traube anzutreffen, wie sie schon SILVESTRI (1948) für *Protjapyx maior* beschrieben hat. Die Eitraube braucht aber nicht immer symmetrisch oder kugelig zu sein. Bizarre Asymme-

trien sind recht häufig. Auch bandförmige Eigruppierungen konnten angetroffen werden. Anhand der 57 beobachteten Eiablagen muss festgestellt werden, dass die endgültige Form des Geleges von mancherlei Zufälligkeiten des Legeortes und der Disposition des legenden Weibchens abhängt. Irgend ein systematischer Wert kann also der Formgestaltung der Eitraube kaum zugemessen werden.

3. Verhalten des Weibchens nach der Eiablage

Wenn das Weibchen seine Eiablage beendet hat, zieht es die Genitalpapille ein. Von nun an bleibt das Weibchen in der Umgebung des Geleges. Am häufigsten trifft man es in einer typischen Stellung, in welcher das Abdomen nach vorn gerichtet ist und die Antennen nach oben gekrümmt sind. Der Körper bildet auf diese Weise einen Dreiviertelkreis, in dessen Zentrum das Gelege zu liegen kommt. Der Kopf befindet sich unterhalb des aufgehängten Geleges, die Zange liegt über den Eiern.

Von dieser typischen Haltung gibt es verschiedene Abweichungen, je nachdem das Gelege den Verhältnissen entsprechend geformt oder angebracht worden ist. Die Brutfürsorge beschränkt sich aber nicht allein in der Bewachung des Geleges vor allfälligen räuberischen Zugriffen. Man kann oft beobachten, wie das Muttertier sein Gelege mit den Antennen an allen Stellen sorgfältig betrillert. Pilzmyzel, das sich in der nähere Umgebung der Eier ausbreitet, wird abgeweidet. An einem Gelege, das an eine Glaswand angebracht wurde, konnte festgestellt werden, wie das Glas im Umkreis von einigen Millimetern um die Eier völlig blank war, während weiter vom Gelege entfernt ein feines Geflecht von Hyphen die Glasoberfläche trübte. Eier, welche sich selbst überlassen werden, fallen denn auch rasch der Verschimmelung anheim. Versuche, die Eier ohne die Brutfürsorge des Weibchens zum Schlüpfen zu bringen, misslangen immer. Schwache Lösungen von Penicillin oder Kupfersulfat brachten es wohl zustande, dass die Eier schimmelfrei blieben, aber es schlüpften nie Jungtiere aus, sei es, weil die fungiziden Substanzen die Embryonen toxisch schädigten, oder sei es, dass es sich überhaupt um taube Eier handelte.

Eine bisher noch rätselhafte Erscheinung im Verhalten des Weibchens nach der Eiablage bildet seine häufige Bereitschaft, sein eigenes Gelege aufzufressen. Von den 57 festgestellten Gelegen gelangten nur neun zum Schlüpfen. Die meisten Eier verschwinden auf diese Weise schon wenige Tage nach ihrer Ablage, während es andererseits auch vorkommen kann, dass das Gelege lange intakt bleibt und sorgsam gepflegt wird, bis es dann wenige Tage vor dem erwarteten Schlüpftermin plötzlich aufgefressen wird. Man ist versucht, die Tendenz des Weibchens, die eigenen Eier zu fressen, mit einem besonderen Nahrungsbedarf nach der

Eiablage zu erklären. Es konnte auch beobachtet werden, dass die Weibchen während der Zeit des Betreuens ihrer Gelege Nahrung zu sich nahmen. Die Weibchen AR 44 und AR 37 verliessen ihre Gelege sofort, als sie Tubifex ins Zuchtgefäss erhielten.

Mit typischer Beutereaktion warfen sie ihre Zangen nach den Schlammwürmern und begannen an der dargebotenen Nahrung zu fressen. Nachher pflegten diese Weibchen aber die Eier wieder weiter, und die Bruten kamen zum Ausschlüpfen. (Nach den Aussagen von PAGÈS (1951) sollen die Weibchen während der Inkubationszeit ihrer Eier keinerlei Nahrung zu sich nehmen). Andererseits kam es auch vor, dass gewisse Weibchen zuerst das ihnen vorgelegte Futter und anschliessend ihre eigenen Eier auffrassen. Über die Erscheinung des Eierfressens kann deshalb vorläufig noch nichts Generelles mit Sicherheit ausgesagt werden. Es scheinen hierzu in den Tieren individuell verschiedene Voraussetzungen und Dispositionen vorhanden zu sein. Einerseits können die Tiere vor der Eiablage unterschiedlichen Ernährungsbedingungen ausgesetzt sein, so dass unter Umständen Mangelerscheinungen zu erwägen wären. Andererseits wäre es auch möglich, dass lediglich unbefruchtete oder anderswie in ihrer Entwicklung gestörte Eier angegriffen werden. Dieser letzten Annahme müsste allerdings wieder entgegengehalten werden, dass nach den Feststellungen des vorangehenden Kapitels die Möglichkeit parthenogenetischer Eientwicklung nicht zum vornherein abgelehnt werden darf.

4. Die ersten Stadien der postembryonalen Entwicklung

a) Das Schlüpfen

Wenn ein Weibchen sein Gelege an einer gut sichtbaren Stelle seines Zuchtgefässes deponiert hat, kann es gelingen, bei steter Beobachtung die genaue Zeit des Schlüpfens festzuhalten. So bot sich im April 1957 dreimal die Gelegenheit, Jungtiere beim Schlüpfen anzutreffen. Die Zuchten des Jahres 1957, von welchen im folgenden die Rede sein wird, wurden in einem ungeheizten Zimmer gehalten, wo sie Tag und Nacht der steten Beobachtung bequem zugänglich waren. Es herrschten hier von Anfang März bis Mitte April Temperaturen von 15–18° C. Als im weiteren Verlauf des Monats April die Temperaturen in diesem Zucht-raum die Tendenz zeigten, weiter anzusteigen, wurden Eiswürfel zwischen die Zuchten gebracht. Dadurch fiel die Temperatur vorübergehend bis auf 12°. Unter diesen Zuchtbedingungen dauerte es 41 bis 45 Tage, bis die Jungtiere aus den Eiern schlüpften. PAGÈS (1951) gibt für das eine, von ihm zum Schlüpfen gebrachte Gelege eine Zeit von 42 Tagen und die Zuchttemperatur von 15° an. Selbst wenn die Zuchten im Thermostaten unter konstanten Temperaturverhältnissen bleiben, stellt man bisweilen erhebliche Unterschiede der Entwicklungstermine fest.

Folgendes Beispiel möge dies illustrieren:

Die Weibchen AO 10 und AR 32 wurden im gleichen Thermostaten auf einer Temperatur von 22° C gehalten. AO 10 wurde am 11. Juni 1958 mit Eiern vorgefunden. AR 32 legte die Eier erst am folgenden Tage, am 12. Juni 1958, ab. Die Eier von AR 32 kamen aber schon vor jenen des Tieres AO 10 zum Schlüpfen. Der Schlüpftermin der Jungen von AR 32 war der 30. Juni, während die Jungen von AO 10 erst am 2. Juli schlüpften. Im einen Fall betrug also die Inkubationszeit bei 22° C 21 Tage, im andern 18 Tage.

Einige Tage vor dem Schlüpfen erkennt man die groben Umrisse der Embryonen in den Eiern. Sie schimmern als sichelförmige, weisse Streifen durch die gelbbraunen Eihüllen. Dieser sichelförmig eingebogene Embryo liegt eng dem Chorion an. Das Schlüpfen der Jungtiere kündigt sich nun so an, dass die Eihüllen einen langen, äquatorialen Riss erhalten. Da die schlüpfenden Jugendformen keinerlei transitorische Organe zum Öffnen der Eihüllen besitzen, ist anzunehmen, dass sie diesen Riss durch Muskelspannung erzeugen. Es konnten aber beim Schlüpfakt nie heftige Bewegungen beobachtet werden. Sowohl die schlüpfenden Tiere wie auch jene, welche sich bereits aus den Eihüllen befreit hatten, gebärdeten sich äusserst träge.

Abgesehen davon, dass nicht alle Tiere gleichzeitig die Eier verlassen, bewirkt diese Trägheit, dass es bis über 24 Stunden dauert, bis ein Gelege vollständig geschlüpft ist. So wurde zum Beispiel das Gelege des Weibchens AH 1 am 13. April 1957 um 17 Uhr kontrolliert, ohne dass ein geschlüpftes Jungtier vorgefunden worden wäre. Um 23 Uhr waren bereits 17 frisch geschlüpfte Individuen zu zählen, während anderntags, am 14. April 1957 um 12 Uhr, deren ca. 25 zu beobachten waren. Beim Weibchen AG 1 fand sich am 28. April 1957 um 8.45 Uhr erst ein Tier, welches die Eihülle bereits verlassen hatte. Um 16.45 Uhr des gleichen Tages waren sieben Tiere geschlüpft und drei hatten die Eihüllen bereits leicht eingerissen. Erst am 29. April um 19.40 Uhr fanden sich 28 geschlüpfte Jungtiere vor.

Zunächst hängen die Jungtiere noch regungslos mit mehr oder weniger eingekrümmtem Körper an der ursprünglichen Eitraube (Abb. 8). Bei näherem Hinsehen erkennt man, wie jedes mit seinen Cerci noch in den Eihüllen haftet. Später befreien sich die Jungen völlig, bleiben aber in engerem Kontakt an der Stelle des früheren Geleges, wo sich nach wie vor das Muttertier um die Pflege der Jungen bemüht. Auf diese Pflege, welche sich über die erste Häutung der Jungtiere hinaus auf das zweite Stadium erstreckt, soll später nochmals hingewiesen werden.

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass in einigen Gelegen nicht aus allen Eiern Tiere schlüpften. So konnte mit Sicherheit festgestellt werden, dass im Gelege AG 1 vier Eier und im Gelege AF 5 sieben Eier

übrigblieben. Die sieben verbliebenen Eier konnten bei AF 5 noch sechs Tage nach dem Schlüpftermin festgestellt werden. Es sind nie Tiere daraus entstanden. Die Vermutung liegt nahe, dass es sich hier um unbefruchtete Eier handelte. Nach dem, was bereits über die Bereitschaft der Weibchen, die eigenen Eier zu fressen, festgehalten wurde, überrascht es aber, dass die nach dem Schlüpfen übriggebliebenen Eier unangetastet bleiben. Nimmt man an, Parthenogenese sei bei *Japyx* möglich, dann bleibt es wiederum rätselhaft, welche Ursachen einzelne Eier an ihrer Weiterentwicklung hemmen, so dass sie nach dem Schlüpftermin übrigbleiben.



Abb. 8. – Weibchen AH 1 mit frisch geschlüpften Jungtieren am 13. 4. 57

b) Die beiden ersten Häutungen

VON ORELLI (1956) konnte an schlüpfenden Campodeen feststellen, dass diese, sobald sie ihr Chorion aufgesprengt und den Vorderteil ihres Körpers aus den Eihüllen befreit haben, sich sogleich zum ersten Male häuten. Das erste sehr kurzlebige Stadium bezeichnet VON ORELLI als Prolarve. Das zweite Stadium, welches aus der Prolarve hervorgeht, wird vom gleichen Autor, nach dem Beispiel SILVESTRI, Larva neo-

nata genannt. Die Exuvie der Prolarve bleibt mit ihrem abdominalen Ende in den Eihüllen haften. Diese Exuvie wird gleich, nachdem sie abgestreift ist, von der eben entstandenen Larva neonata aufgefressen. Nach den Beobachtungen von ORELLIS häutet sich die Larva neonata der *Campodea rhopalota* bei 22° C nach weiteren 5–6 Tagen. Nach dieser Häutung liegt eine Form vor, welche allgemein als «Larve» bezeichnet wird, obwohl ihre morphologischen Merkmale nur in der Zahl der Haare von jenen der Adulttiere abweichen. Eigentliche Larvenorgane sind keine vorhanden.

Über die ersten beiden Häutungen bei Japygiden äusserten sich bisher SILVESTRI (1948) und PAGÈS (1951).

SILVESTRI, welcher mit *Protjapyx maior* arbeitete, beobachtete bei Temperaturen von 18–20° C eine Inkubationszeit von ca. 2 Wochen. Auf das Schlüpfen folgte dann nach weiteren 5–6 Tagen der erste Hautwechsel. Zehn Tage später häuteten sich die Tiere zum zweiten Male und wurden somit zur «Larve 3», welche bereits alle wesentlichen gestaltlichen und chätotaktischen Merkmale der Adulttiere zeigt. Spätere Stadien weisen lediglich an einigen Körper-

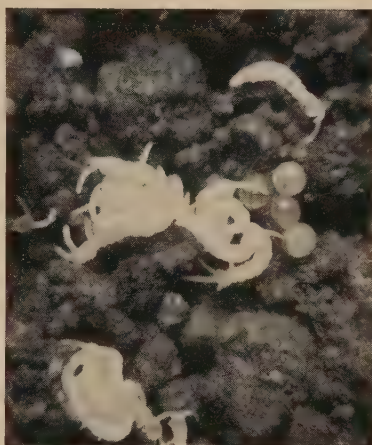


Abb. 9. – Jungtiere des ersten Stadiums drei Tage nach dem Schlüpfen. Man beachte die noch verbliebenen Eier

stellen eine stärkere Behaarung auf. PAGÈS (1951) publizierte seine Beobachtungen über die Entwicklung eines Geleges der Art *Dipljapyx humberti*. Bei einer Zuchttemperatur von ca. 15° C stellte er 3–4 Tage nach dem Schlüpfen den ersten Hautwechsel fest. Wie sich nun nach Auffassung von PAGÈS das zweite Stadium weiterentwickelt, kommt am besten zum Ausdruck, wenn hier PAGÈS persönlich zitiert wird:

«Le stade 2 dure douze jours; le 13e on ne récolte que des larves 4, jaunes, à forceps typiques, et aussi agiles que les adultes. Elles restent 2–3 jours aux environs de la ponte mais finissent par se disperser dans tout le tube.»

Nach dieser Darstellung wird also ein sehr kurzlebiges drittes Stadium angenommen, welches sich zwischen dem zwölften und dreizehnten Tage einschieben soll.

Im folgenden soll nun berichtet werden, was unsere eigenen Untersuchungen an den ersten Stadien von *Dipljapyx humberti* ergeben.

So wie es SILVESTRI (1948) für *Protjapyx maior* beschreibt, verhält es sich unmittelbar nach dem Schlüpfen auch für *Dipljapyx humberti*. Alle

frisch geschlüpften Jungtiere hängen gleich einer Traube zusammen an der Stelle des früheren Geleges. Das Muttertier bewacht ihre Nachkommen mit gleicher Treue wie ihre früheren Eier. Sie ist meist dicht unter oder neben ihrer Kinderstube zu finden. Man trifft das Weibchen oft dabei, wie es die Jungtiere mit seinen Antennen betrillert.

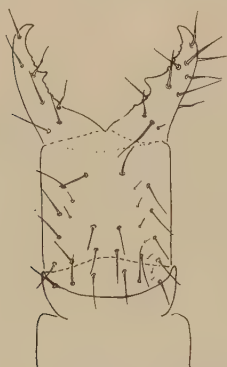


Abb. 10. – 3. Stadium, Abdominal-segmente IX u. X mit Zangen, Dorsalansicht

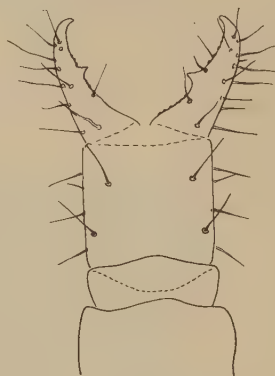


Abb. 11. – 3. Stadium, Abdominal-segmente IX u. X mit Zangen, Ventralansicht

Schon einige Tage nach dem Schlüpfen lockert sich die enge, traubenartige Formation der Jungen etwas auf. Diese Auflockerung ist von Gelege zu Gelege verschieden ausgeprägt. Einzelne Individuen oder ganze Grüppchen von Tieren des ersten Stadiums können bis zu 2 cm vom ursprünglichen Ort des Geleges entfernt angetroffen werden. Aber auch hier liegen die Jungtiere nach wie vor träge umher und lassen nur gelegentliche geringe Bewegungen des Körpers und der Gliedmassen erkennen. Auch vom meist sehr lebhaften Spiel der Antennen, wie es Adulttiere zeigen, ist noch nichts zu sehen. Das Muttertier bewacht und betreut immer noch die ganze Schar, und man trifft es oft dabei an, wie es die einzelnen Grüppchen aufsucht und die verschiedenen Tiere mit ihren Antennen betrillert.

In jenen Zuchten, in welchen die Temperatur durch Kühlen mit Eiswürfeln auf 12–18° C gehalten wurde, erfolgte die erste Häutung nach ca. 6 Tagen. Bis sämtliche Nachkommen eines Geleges ihre Häutung vollzogen haben, können bis über 24 Stunden verstreichen. Bei der Aufzucht im Thermostaten bei 22° C erfolgte die erste Häutung schon am zweiten Tage nach dem Schlüpfen.

Die Exuvien der ersten beiden Stadien sind oft schwer zu erkennen.

Sie sind von anderer Beschaffenheit als die Exuvien der Adulttiere. Während die älteren Japygiden stark chitinisierte, beinahe derbe Häute abwerfen, sind die Exuvien der ersten beiden Jugendstadien sehr zart und weichhäutig. So konnte am 4. Mai 1957 ein Jungtier des zweiten

Stadiums beobachtet werden, welches seine eben abgestreifte Haut noch an seinen Cerci haften hatte. Die Exuvie war weitgehend zerrissen und streckenweise zu einer Art dünnem Faden aufgerollt.

Die zweite Häutung erfolgte in Zuchten, in welcher die bereits erwähnte Kühlung mit Eiswürfeln weitergeführt wurde, 17 bis 19 Tage nach dem ersten Hautwechsel. Es ist hier allerdings zu erwähnen, dass während dieser Entwicklungsperiode entsprechend der wärmeren Jahreszeit trotz Eiskühlung Maximaltemperaturen bis zu 20° C zu verzeichnen waren. Im Thermostaten bei 22° C folgt die zweite Häutung 7–8 Tage nach der ersten.

Nach der zweiten Häutung liegt bei *Dipljapyx humberti* eine Form vor, in welcher bereits die gestaltlichen Merkmale und die Grundzüge der Chätotaxie der Adulttiere realisiert sind. Spätere Stadien unterscheiden sich von dieser Form nur durch die Körpergrösse und durch die dichtere Behaarung einiger Körperstellen. Hier widersprechen unsere Feststellungen deutlich der Darstellung des Entwicklungsganges, wie sie von PAGÈS gegeben wird.

Das dritte Stadium, welches in seinen Grundzügen das verkleinerte Abbild eines Adulttieres darstellt, passt genau auf die von PAGÈS gegebene Diagnose seiner «larve 4». Präpariert man nämlich Tiere des zweiten Stadiums kurz vor der zweiten Häutung, so erkennt man unter der zum Abstreifen vorbereiteten Haut der «larve 2» bereits die Chätotaxie des dritten Stadiums und kann damit beweisen, dass das von PAGÈS geforderte kurzlebige Zwischenstadium nicht existiert. Einige unserer Präparate stellen diese Verhältnisse deutlich dar (Abb. 12).

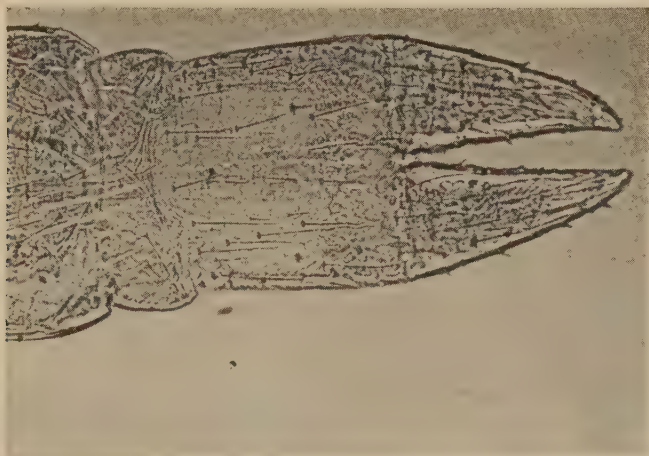


Abb. 12. – 2. Stadium, Abdominalsegmente VIII, IX u. X mit Zangen. Durch die Haut des Stadiums 2 erkennt man auf dem Abdominalsternit X bereits die Chätotaxie des 3. Stadiums

Nicht nur Körpergestalt und Chätotaxie der Jugendformen verändern sich im Laufe der ersten beiden Hautwechsel, auch das Verhalten der Jungtiere ist während dieser Zeit einer Wandlung unterworfen.

Während Tiere des zweiten Stadiums gleich jenen des ersten immer noch vom Muttertier bewacht und eifrig betastet werden, sind die Tiere des dritten Stadiums bereits selbständig und beginnen ihre eigenen Wege zu gehen. Schon Tiere des zweiten Stadiums können zeitweise eine stärkere Aktivität entfalten. Obwohl sie häufig nach wie vor in dichten Grüppchen zusammengeschlossen bleiben und sich nur wenig vom Ort des früheren Geleges entfernen, führen sie doch zeitweise gut wahrnehmbare Körperbewegungen aus. Besonders auffällig wirkt ihre Reaktion, die manchmal auf das Betrillern durch die Antennen des Muttertieres erfolgt. Wenn die Jungtiere dicht aufgeschlossen beieinanderliegen, strecken sie oft alle ihre Antennen steil nach oben. Nun nähert sich die Mutter dieser Gruppe von Jungtieren und beginnt sie mit ihren Antennen lebhaft zu betasten. Schon der erste Kontakt löst bei den Jungen ein lebhaftes Hin- und Herschwenken der Antennen aus. Diese Bewegung verläuft bei allen Jungtieren auffällig gleichzeitig und gleichgerichtet. Sie steigert sich bisweilen in ihrer Intensität so stark, dass auch der Kopf und der Thorax rhythmisch hin- und herbewegt werden. Entfernt sich

TABELLE 1: Zuchtergebnisse im Jahre 1957

Protokollnummer der Muttertiere	AH 1	AG 1	AF 3	AF 5
Datum der Eiablage	3.-4. März	15. März 21.45 Uhr	15.-17. März	22.-25. März*
Schlüpfdatum	13. April	28. April	30. April	6.-7. Mai*
Zeit zwischen Eiablage und Schlüpfen	41-42 Tage	43 Tage	42-44 Tage	43-45 Tage
1. Häutung	19. April	4.-5. Mai	?	12. Mai
Zeit zwischen Schlüpfen und 1. Häutung	6 Tage	6-7 Tage	?	5-6 Tage
2. Häutung	6. Mai	24. Mai	am 16. Mai waren alle Jungen vom Muttertier aufgefressen	am 27. Mai sämtliche Jungtiere teils präpariert, teils eingegangen
Häutungsintervall	17 Tage	19-20 Tage		

* Die genauen Termine konnten nicht ermittelt werden.

die Mutter wieder, dann verebbt die Erregung der Jungen. Ob in der beschriebenen Verhaltensweise von Muttertier und Jungen ein biologischer Sinn in der Richtung einer Zweckmässigkeit zu suchen ist, soll vorderhand noch nicht beurteilt werden. Versuche haben gezeigt, dass sich die Jugendformen auch weiter entwickeln und zu den normalen Terminen den zweiten Hautwechsel vollziehen, wenn sie schon zu Beginn des zweiten Stadiums vom Muttertiere getrennt werden. Solche Versuche drängten sich auf, weil festgestellt werden musste, dass in unseren Zuchten vereinzelt Weibchen begannen, ihre eigenen Jungen aufzufressen, nachdem diese im zweiten Stadium waren.

Nach der zweiten Häutung beginnen die Jungtiere, wie bereits erwähnt, sich langsam in ihren Zuchtgefässen zu zerstreuen. Es kann aber bisweilen beobachtet werden, dass sie auch dann noch in einzelnen Grüppchen eng beieinander bleiben, ohne das angriffliche Verhalten der Adulttiere anzunehmen.

So blieben die Nachkommen des Weibchens AR 32 teilweise bis drei Wochen nach ihrer zweiten Häutung in engerem Kontakt miteinander.

c) Diagnose der ersten drei Stadien

SILVESTRI (1948) beschreibt die ersten drei Stadien von *Protjapyx maior* sowie die zweiten und dritten Stadien verschiedener italienischer Arten. Gute Beschreibungen der drei ersten Stadien von *Dipljapyx humberti* wurden von PAGÈS (1951) ausgefertigt. Aus diesem Grunde wird hier auf deren Wiederbeschreibung verzichtet. Zur Orientierung seien aber hier die wesentlichen taxonomischen Merkmale rekapituliert. Über die Entwicklung der Körperproportionen gibt zunächst in grossen Zügen die Abbildung 13 Aufschluss.

Erstes Stadium

Der Durchschnitt der Körperlänge von 5 Tieren beträgt 2,98 mm. Die Extremwerte betragen 2,4 und 3,3 mm. (Alle in dieser Arbeit gegebenen Körperlängen umfassen die Ausdehnung der Tiere vom Kopfende zwischen den Antennen bis und mit den Cerci. Die Länge der Antennen ist darin nicht enthalten.) – Körperfärbung: weiss.

Die Antennen sind bereits deutlich in die für die Art typische Anzahl von 30 Segmenten gegliedert. Diese Zahl ist im Laufe der weiteren Entwicklung keiner Veränderung unterworfen. Vom 2. bis zum 26. Antennenglied ist auf jedem Segment ein distaler Kranz von 6–7 kurzen spitzen Haaren zu finden. Auf dem zweitletzten Glied hat es deren 3–4, und auf dem letzten Antennenglied sind es 8–9.

Die Mundwerkzeuge sind noch nicht zu erkennen. In histologischen Präparaten erscheinen sie noch stummelförmig und undifferenziert. Die Labialpalpen sind als kurze Stummel ausgebildet.

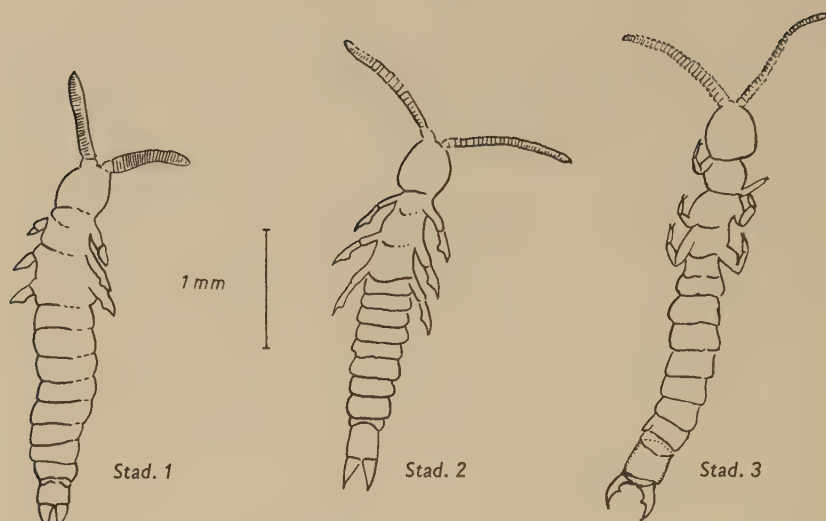


Abb. 13. – Körperproportionen der Stadien 1–3

Der Thorax ist fast völlig unbehaart. An einigen Stellen, wo in späteren Stadien Makrochäten auftreten, sind lediglich feine schuppenförmige Hauterhebungen in der Grössenordnung von wenigen Tausendstelmillimetern anzutreffen.

Die stummelförmigen Beine zeigen als auffälliges Merkmal eine blasenartige Ausstülpung sternal an der Tibia. Die Trennung zwischen den einzelnen Beingliedern ist sehr undeutlich ausgebildet. Die Ungues sind als zwei stumpfe, kegelförmige Ausbuchtungen angedeutet (Abb. 14).

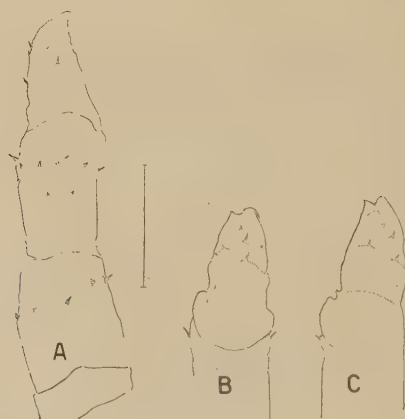


Abb. 14. – Tarsen des 1. Jugendstadiums (Vergleichsgrösse $\frac{1}{10}$ mm). A Bein des Prothorax (frontal); B Tarsus des Mesothorax (lateral); C Tarsus des Metathorax (lateral)

Auch das Abdomen ist gleich den übrigen Körperteilen praktisch unbehaart. An einigen Stellen finden sich die bereits erwähnten schuppenartigen Hauterhebungen. Dazwischen treten vereinzelte konische Stoppeln auf. Die Zangen sind kurze, stumpfe Kegel. Sie erreichen noch nicht die Länge des 10. Abdominalsegmentes. Von den zahnbewehrten Chitinleisten, welche die Zangen der Adulttiere kennzeichnen, fehlt noch jede Spur. Wie am ganzen übrigen Körper, ist das Tegument auch hier noch weichhäutig. Die Zangen sind mit zahlreichen kleinen Borsten verschiedenster Länge versehen.

Zweites Stadium

Der Durchschnittswert der Körperlängen beträgt bei 14 Tieren 3,83 mm. Als Extremwerte konnten 4,9 mm und 2,9 mm gemessen werden. – Körperfarbe: weiss.

Die Antennen sind bedeutend länger als im ersten Stadium. Die für die Art typischen 30 Glieder sind noch ausgeprägter voneinander getrennt, als dies vor der ersten Häutung schon der Fall war. Der filiforme Charakter der Antennen wird aber trotzdem noch beibehalten. Vom 3. bis zum 29. Antennenglied erkennt man wiederum einen distalen Haarkranz. Die spitzen Borsten des Haarkreises sind zum Teil um eine Kleinigkeit länger als jene, die an entsprechender Stelle beim ersten Stadium angetroffen werden. Auch die Zahl der Haare dieses Kranzes hat sich nach dem ersten Hautwechsel vermehrt. Während es im ersten Stadium deren 6–7 waren, sind jetzt an den erwähnten Antennengliedern deren 12–14 zu finden. An den Antennengliedern 11 bis 14 enthält der distale Haarkranz jedoch einige Haare mehr als an den übrigen Gliedern. Dadurch, dass hier einige etwas kürzere Haare mehr auftreten, wächst ihre Zahl auf 16–19 (Abb. 16).

Auf der Dorsalseite des Kopfes zählt man an die ca. 16 + 16 Borsten verschiedenster Grössen.

Die Mundgliedmassen verweilen zu Beginn des zweiten Stadiums weiterhin in einem undifferenzierten Zustand. Die Labialpalpen sind jedoch bereits deutlicher zu erkennen. Sie sind mit je 8 spitzen Borsten besetzt. Die Behaarung des ganzen Körpers nimmt im zweiten Stadium einen anderen Charakter an. Kurze, spitze Borsten, welche etwas länger sind als die konischen Stoppeln des ersten Stadiums, treten jetzt an verschiedenen Stellen auf. Hinzu kommen die nur im zweiten Stadium auftretenden, kurzen gegabelten Haare (Abb. 15). Diese sind gleich den schuppenförmigen Hauterhebungen des ersten Stadiums an manchen Stellen anzutreffen, wo sich in späteren Stadien Makrochäten befinden.

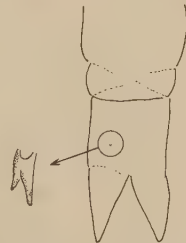


Abb. 15. – Gabelborsten des 2. Jugendstadiums

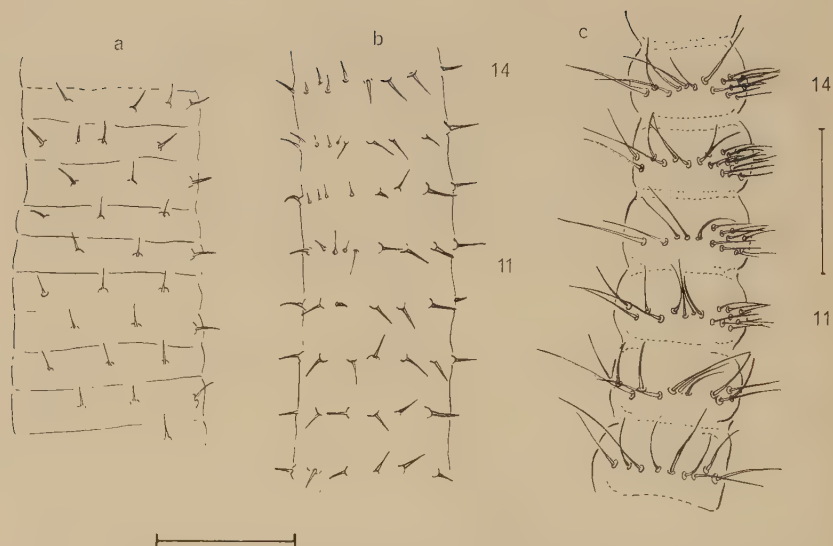


Abb. 16. – Entwicklung der Sinnesfelder an den Antennengliedern 11–14 während der ersten drei Jugendstadien (Vergleichsgrösse $\frac{1}{10}$ mm). a 1. Stadium 9.–17. Antennenglied; b 2. Stadium; c 3. Stadium

Der Thorax ist, wie dies PAGÈS schon feststellte, nach folgendem Schema mit den eben erwähnten Haaren ausgestattet:

Prothorax: 5 + 5

Mesothorax: Praescutum 1 + 1 (submedian)

Scutum 8 + 8 (5 davon sind um einiges stärker entwickelt, weisen die erwähnte Gabelform auf und stehen an Stelle der 5 + 5 Makrochäten späterer Stadien).

Metathorax: gleich wie Mesothorax.

Auch die Beine sind im zweiten Stadium länger geworden, als dies im ersten der Fall war. Ihre Glieder heben sich bereits deutlicher voneinander ab. Die blasenförmige Ausstülpung, welche schon beim ersten Stadium erwähnt wurde, ist immer noch deutlich zu erkennen. Die beiden Ungues sind, obwohl noch sehr kurz, doch schon bedeutend ausgeprägter entwickelt. Der Unguiculus fehlt nach wie vor.

Wie dies am Beispiel des Thorax schon ausgeführt wurde, ist auch am Abdomen der Plan der Chätotaxie späterer Stadien weitgehend verwirklicht. An den meisten Stellen finden sich an den Orten der späteren Makrochäten und kürzeren Haare die für das zweite Stadium typischen Spitz- und Gabelborsten.

Die Subcoxalorgane des 1. Abdominalsternites sind jedoch noch sehr undifferenziert. Sie erscheinen als kleine Wülste am caudalen Ende des Sternites.

Die Styli sind als stumpfe Höcker ausgebildet. Ihre Apodeme können noch nicht erkannt werden. Von den Genitalpapillen ist noch nichts zu sehen. Die Zangen werden grösser als im ersten Stadium. Sie erreichen jetzt beinahe die Länge des 10. Abdominalsegmentes. Ihre Gestalt ist nach wie vor kegelförmig, und es fehlt ihnen immer noch jegliche Chitinverstärkung.

Drittes Stadium

Die Körperlänge beträgt als Durchschnitt von 23 ausgemessenen Tieren 4,3 mm. Die Extremwerte schwanken zwischen 5,5 mm und 3 mm.

Die Körperfärbung ist während der ersten Tage noch weiss. Später werden die Tiere hellgelb. Die letzten Abdominalsegmente zeigen bis zu den Zangen eine allmähliche Abstufung zu braun. Im 10. Abdominalsegment und in den Zangen wird die dunkelste Stufe des Brauns erreicht. Das Tracheensystem, von welchem in den beiden ersten Stadien nichts zu erkennen war, ist im dritten Stadium voll entwickelt und gleicht in allen Details jenen der Adulttiere.

Das dritte Stadium gleicht schon in fast allen taxonomischen Merkmalen den Adulttieren. Einige dieser konstanten Merkmale sollen zur Orientierung hier erwähnt werden. Im übrigen sei aber auf die Beschreibung der Art *Dipljapyx humberti* von SILVESTRI (1948) hingewiesen.

Der Kopf weist auf seiner Dorsalseite ca. 20 + 20 Haare verschiedenster Grössen auf. Diese Zahl ist jedoch geringen individuellen Schwankungen unterworfen.

Auf solche Differenzen soll später an anderer Stelle noch hingewiesen werden. Die Behaarung der Japygiden ist innerhalb gewisser Grenzen individuell. Schon PAGÈS (1951) gelangte im Laufe seiner Untersuchungen zum Resultat, dass es keine zwei Japyxe mit der genau gleichen Chätotaxie gäbe.

Immerhin sind auch einige taxonomische Merkmale vorhanden, welche sehr konstant bleiben. So findet man jetzt vom 3. Stadium an immer die 13 Trichobothrien in ihrer typischen Verteilung auf den Gliedern 4–6 der Antennen. Nämlich 3 auf dem 4. und je 5 auf dem 5. und 6. Glied.

Die Sinnesfelder der Antennenglieder 11–14 sind ebenfalls voll ausgebildet und enthalten ein jedes ca. 20–30 kurze Haare. Auch die 6 schuppenförmigen Sinnesorgane des Endgliedes, wie sie von PAGÈS beschrieben werden, lassen sich mit starker mikroskopischer Vergrösserung erkennen.

Die Antennenglieder setzen sich im 3. Stadium noch deutlicher voneinander ab. Die Wände der Glieder buchten sich besonders im letzten Drittel der Antenne kugelig aus und geben ihr jetzt einen moniliformen

Charakter. Diese Eigenart prägt sich bei den Adulttieren noch deutlicher aus. Die ausgestreckte Antenne eines Adulten gleicht einer Perlschnur.

Die Mundgliedmassen sind mit den vom 3. Stadium an typischen 5 Kammleisten der Maxillen ausgestattet. Die Makrochäten des Thorax gehören ebenfalls zu den konstanten Merkmalen. Sie treten auf allen drei Tergiten in der Zahl von je 5 + 5 auf.



Abb. 17.—Maxille des 3. Stadiums, wie sie schon kurz vor dem zweiten Hautwechsel in den Tieren des 2. Stadiums ausgebildet ist (Vergleichsgrösse $\frac{1}{10}$ mm)

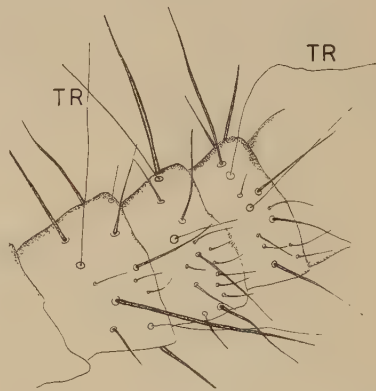


Abb. 18. — Antennenglieder 4-6 eines älteren Stadiums. TR=Trichobothrien

Die Beine lassen die wohl entwickelten Krallen, sowie den Unguiculus erkennen. Auf der Ventralseite des Tarsus befinden sich zwei parallele Reihen zu je 4 Haaren.

Die Subcoxalorgane am caudalen Ende des 1. Abdominalsegmentes weisen die beiden für die Gattung *Dipljapyx* kennzeichnenden zwei Haarreihen auf (Abb. 35).

Die caudale Reihe enthält 5-8 Drüsenhaare. Die andere Reihe besteht aus 5-9 Sinneshaaren. Asymmetrien der Behaarung der beiden symmetrisch gelegenen Subcoxalorgane sind häufig.

Die Styli stehen auf der Stufe ihrer vollen Entwicklung beidseits der Abdominalsternite 1 bis 7. Das Tergit des 7. Abdominalsegmentes weist an seinem Hinterende noch nicht die beiden für die Art typischen ausgezogenen Spitzen auf (Abb. 33). Das Sternit 10 des Abdomens besitzt die 10 Makrochäten der Adulten.

Die Zangen sind chitinisiert und auf ihrer Innenseite mit Höckern und Zacken versehen. Die Geschlechtspapillen fehlen noch.

Spätere Veränderungen, welche eine weitere Klassifikation der folgenden Stadien nach Geschlecht und Alter ermöglichen, vollziehen sich an folgenden Stellen:

1. Ventrale Haarreihen der Tarsen;
2. Haarreihen des Subcoxalorgans;
3. Hinterrand des Tergites 7 des Abdomens;
4. Geschlechtspapillen;
5. Innerer Rand der Zangen.

Über den Verlauf dieser Entwicklungen soll in einem späteren Kapitel berichtet werden.

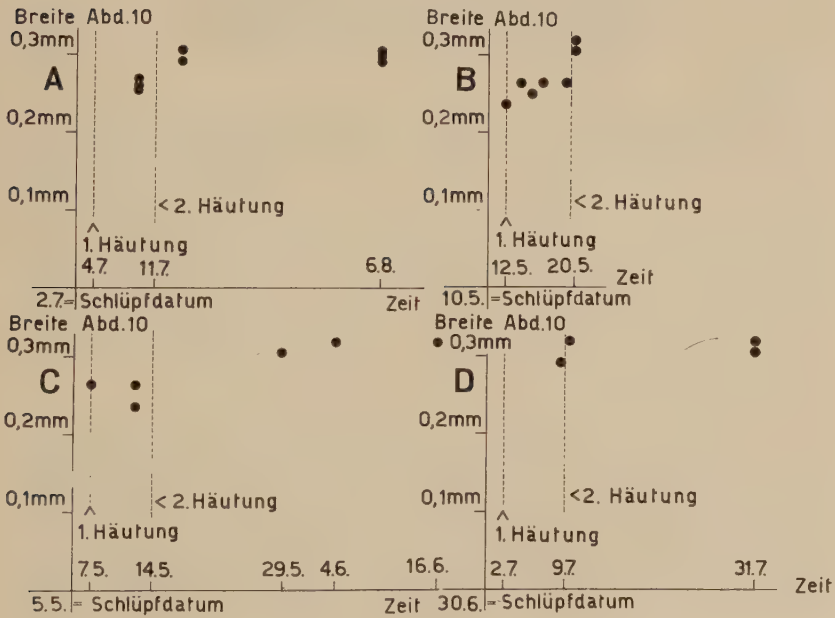
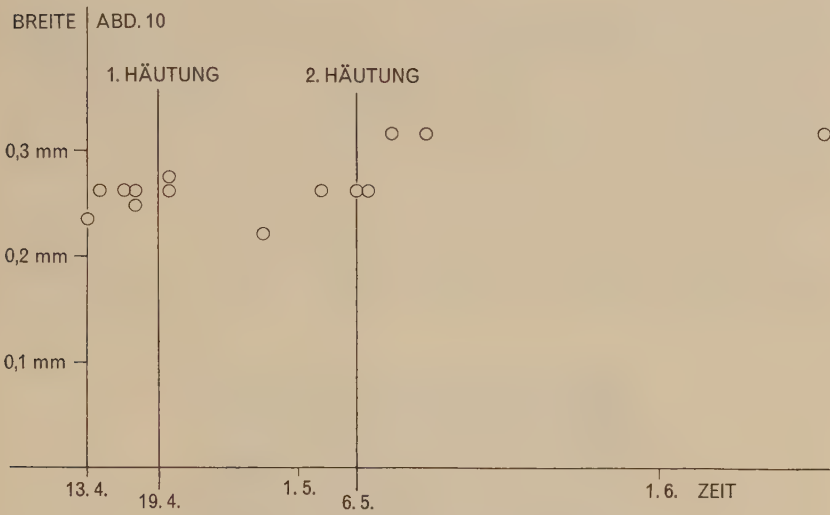


Abb. 20. – Jugendstadien im Jahre 1958.

Erläuterung der Abbildungen 19 und 20 zum Körperwachstum der ersten drei Jugendstadien

Als Ausdruck der Körpergrösse wurde nicht die Länge des Körpers, sondern die Breite des 10. Abdominalsegmentes eingesetzt. Wie die anlässlich der Beschreibung der ersten drei Jugendstadien erwähnten Körperlängen belegen, kann die Längenausdehnung der Tiere innerhalb desselben Stadiums ausserordentlich starken Schwankungen ausgesetzt sein. Diese Längenunterschiede entstehen hauptsächlich dadurch, dass die zahlreichen Intersegmentalhäute bei den einzelnen Tieren in verschiedenem Masse ausgestreckt sind. Die derart motivierten Unterschiede der Körperausdehnung stehen aber mit dem Wachstum in keiner Beziehung. Es erschien deshalb angezeigt, nach einem konstanteren und in erster Linie vom Wachstumszustand der Tiere abhängigen Maßstab der Körpergrösse zu suchen. So wurde denn in diesen, wie auch in allen folgenden Diagrammen, die Breite des 10. Abdominalsegmentes verwendet.

A: Jugendstadien aus der Zucht AO 10, Zuchttemperatur 22° C; B: Jugendstadien aus der Zucht AR 44, Zuchttemperatur 22° C; C: Jugendstadien aus der Zucht AR 37, Zuchttemperatur 22° C; D: Jugendstadien aus der Zucht AQ 32, Zuchttemperatur 22° C

d) Beobachtungen zum Dotterabbau während der Postembryonalentwicklung

Um über die Entwicklung der inneren Organe Aufschluss zu erhalten, wurden insgesamt 9 Tiere der ersten drei Stadien histologisch bearbeitet. Die bereits bekannten Materialschwierigkeiten zwangen uns, sparsam mit den wenigen vorhandenen Tieren umzugehen und möglichst viele für die Weiterzucht leben zu lassen. Die Resultate, welche aus dem geringen histologischen Material gewonnen wurden, können noch keine zwingenden Schlüsse erlauben.

Es dürfte aber trotzdem von Interesse sein, dass die gefundenen Tatsachen im Sinne einer Einzelbeobachtung bekanntgegeben werden.

Das Mesodäum des ersten Stadiums ist noch völlig mit Dotter angefüllt. Dies verwundert nicht, wenn in Erinnerung gerufen wird, dass die Mundgliedmassen erst in ihren stummel-förmigen Anlagen entwickelt sind und noch nicht imstande wären, Nahrung zu bewältigen. Auch der Darm des zweiten Stadiums enthält noch reichlich Dotter. Die Mundgliedmassen entwickeln sich unter der Haut dieser Jugendform zur fertigen Ausgestaltung und stehen nach der zweiten Häutung als funktions-tüchtige Organe bereit.

Zwei Tiere des dritten Stadiums, welche wenige Stunden nach der zweiten Häutung fixiert wurden, enthalten in ihrem Darm nach wie vor zahlreiche Dotterkugeln. Zwei andere Exemplare wurden einen Tag nach zweiten Häutung fixiert. Hier finden sich keine Dotterkugeln mehr. Diese Feststellung spricht dafür, dass sich bald nach der zweiten Häutung der Regimewechsel vollzieht, welcher die Tiere ihrer selbständigen Ernährung zuführt.

e) Hinweise auf die Entwicklung einzelner Organsysteme

Darm

Die histologischen Befunde haben belegt, dass das Rectum schon zu Beginn der Postembryonalentwicklung mit dem Mitteldarm verbunden ist. Da sich die Dottermassen im voluminösen Mitteldarm der ersten beiden Stadien befinden, und da sowohl das Rectum wie auch der Ösophagus frei von Dotter sind, kann der Eindruck entstehen, das Rectum sei noch nicht in Verbindung mit dem Mitteldarm getreten.

Gonaden

Die Anlagen der inneren Geschlechtsorgane erscheinen im dritten Stadium als deutlich umgrenzte Zellgruppierungen. Sie treten in den ersten sieben Abdominalsegmenten in symmetrischer Anordnung beidseits des Darmes auf.

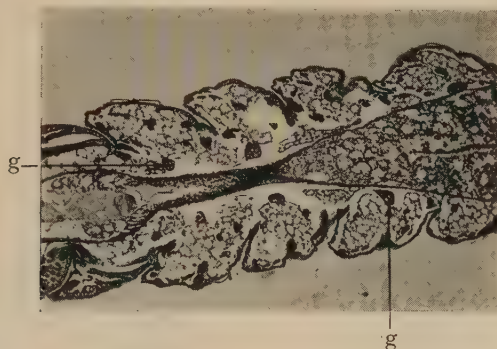


Abb. 21. – Frontalschnitt durch die hintere Hälfte des Abdomens, ein Tag nach der 2. Häutung (26. Lebenstag). Die grossen Dotterballen sind bereits aufgelöst. g = Gonaden

Kopfdrüsen

Schon im ersten Stadium sind die tubulösen Drüsen beidseits des Hinterhauptes sehr weit entwickelt. Die Wände der Drüsenrohre bestehen aus den typischen grosskernigen Zellen.

5. Die Weiterentwicklung der Adulttiere

a) Die Grenzen der angewandten Zuchtmethoden

Vorerst sollen hier zwei Begriffe definiert werden:

Als *Jugendstadien* werden die Formen vor der Geschlechtsreife bezeichnet. Der Ausdruck *Adulttiere* soll für alle Formen gelten, welche wohl ausgebildete primäre und sekundäre Geschlechtsmerkmale besitzen.

Bis jetzt gelang es noch nicht, die Jugendformen länger als bis zum 46. Tag nach dem 2. Hauptwechsel weiter zu züchten. Bis zu diesem

Zeitpunkt findet keine Häutung mehr statt. Dieser Sachverhalt gilt für Zuchten, welche im Thermostaten auf 22° C standen, während sich die Tiere im 3. Stadium befanden. In einer Zucht, welche während der Sommertage mit Eiswürfeln auf 12–20° C gekühlt war, ging das letzte Tier des dritten Stadiums 40 Tage nach seinem zweiten Hautwechsel ein. Auch hier war keine weitere Häutung mehr festzustellen.

An dieser Stelle der Entwicklung versagen die bisher angewandten Zuchtmethoden. Es ist vorderhand noch schwer festzuhalten, welchem Faktor dies zuzuschreiben ist. Ein Versuch zeigte, dass auch bei einer konstanten Temperatur von 10–12° C die Mortalität der Jugendstadien in der 3. bis 4. Woche nach dem 2. Hautwechsel gross blieb.

Hier muss auch erwähnt werden, dass die drei ersten Jugendstadien von uns nie im Boden gefunden werden konnten. Sie sind uns nur aus den Zuchten bekannt. Ihre Entwicklungszeit fällt unter natürlichen Bedingungen in die Sommermonate, in welchen, wie bereits erwähnt, auch wenig Adulttiere gefunden werden. Diese Feststellungen sprechen dafür, dass sich die Tiere über die Sommermonate in tiefere Bodenschichten zurückziehen.

Obwohl es nicht gelang, Tiere ab ovo bis zur Adultform zu züchten, ist es aber möglich, aus verschiedenen Zuchtergebnissen Schlüsse auf die weitere Entwicklung zu ziehen. Auch wenn der grösste Teil der gefangenen Tiere aus Adulten besteht, so kann man an ihnen immerhin feststellen, dass sie weiterhin Hautwechsel vollziehen. Die Exuvie kann jeweils mit der neu gebildeten Haut des Tieres verglichen werden. Auf diese Weise erhält man einen Einblick in die Wandlungen jener taxonomischen Merkmale, welche sich im Laufe der Weiterentwicklung verändern. Wenn ferner die mit dem Alter variierenden taxonomischen Daten mit der Körpergrösse der Tiere in Beziehung gebracht werden, zeigt sich, was ein jüngeres bzw. ein älteres Stadium kennzeichnet. Es muss hier allerdings beigefügt werden, dass die Voraussetzung, das grössere Tier sei das ältere als das kleinere, nicht für alle Fälle zutrifft.

Da die Entwicklung der meisten taxonomischen Merkmale bei *Japyx* weitgehend individuell vonstatten geht und sich nur innerhalb gewisser Grenzen an ein Schema hält, lässt sich von einem am Tier vorgefundenen morphologischen Tatbestand nie mit Sicherheit auf das Alter der Form schliessen. Die korrekte altersmässige Klassierung ist erst dann möglich, wenn sich ein Tier in der Zucht ab ovo entwickelt hat.

b) Sekundäres Geschlechtsmerkmal an der Zange

Die morphologischen Ausgestaltungen, welche sich im Laufe der Entwicklung ergeben, erfassen nicht nur einzelne Partien des Haarkleides (Subcoxalorgan, Tarsus), sondern auch die Form des siebenten Abdominaltergits und der Zangen.

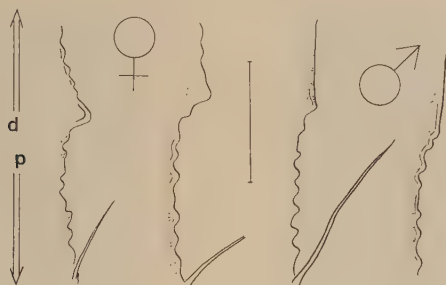


Abb. 22. – Sekundäres Geschlechtsmerkmal am Innenrand des linken Zangenteiles.
d = distal p = proximal

Die Forcipes der Jugendstadien wiesen, wie bereits erwähnt, vom dritten Stadium an eine massive Chitinverstärkung auf. Neben zahlreichen kleinen Höckern weisen die Innenseiten der beiden Zangenhälften je eine ausgeprägte Spitze auf. Schon die juvenilen Zangen besitzen eine gut ausgeprägte Asymmetrie (Abb. 25 und 33). Diese Verschiedenheit der Zangenteile prägt sich mit zunehmender Körpergröße deutlich in zwei Richtungen aus.



Abb. 23. – Zangen eines weiblichen Adulttieres



Abb. 24. – Zangen eines männlichen Adulttieres

Vergleiche mit den jeweiligen Geschlechtspapillen, welche bei gut präparierten Adulttieren deutlich zu erkennen sind, zeigten, dass es sich bei den beiden verschiedenen Ausgestaltungen um ein bisher noch nicht beschriebenes sekundäres Geschlechtsmerkmal handelt. In unseren Zuchten wurde von diesem Merkmal reger Gebrauch gemacht. Gibt man den



Abb. 25. – Zangen des 3. Jugendstadiums. Man beachte den Verlauf der Tracheen durch das 10. Abdominalsegment



Abb. 26. – Linker Zangenteil eines späteren Jugendstadiums

Tieren eine leichte Äthernarkose, so kann man sie schon mit Lupenvergrößerung an der Zange als Weibchen oder Männchen identifizieren, während die primären Geschlechtsmerkmale an den lebenden Tieren unter normalen Verhältnissen nicht zu Tage treten.

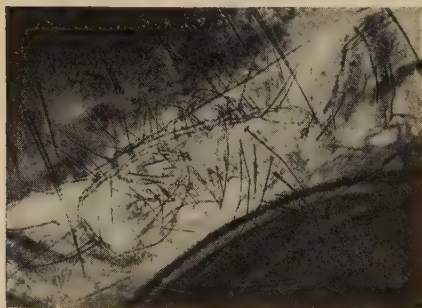


Abb. 27. – Genitalpapille des Weibchens
Y15

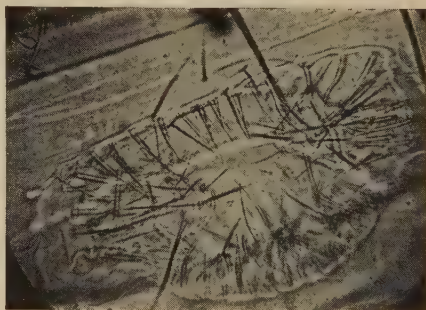


Abb. 28. – Genitalpapille des Männchens
V13

Die Abbildungen 22–26 illustrieren den geschlechtlich differenzierten Bau der Zange. Auch hier trifft man individuelle Varianten.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass der markante Dorn an der Innenseite des linken Zangenteiles, also ein juveniles Merkmal, beim Weibchen beibehalten wird, während es beim Männchen bis auf geringe Reste verschwindet.

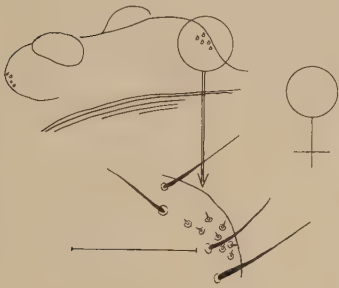


Abb. 27 a. – Im Gesamtumriss der weiblichen Sexualpapille erkennt man lateral je eine Haargruppe, wie sie hier abgebildet ist (Vergleichsgrösse $\frac{1}{10}$ mm)



Abb. 28 a. – Die beiden konusförmigen Papillen des Männchens kommen in den meisten Präparaten gut zum Vorschein. Im Zweifelsfalle findet man, meist in einer anderen Fokuslage, zwischen den beiden stumpfen Kegeln eine feine Haarzeile

Erläuterung zu den Abbildungen 27, 28, 27a und 28a

Die Unterscheidung der Geschlechter auf Grund des Gesamtbildes der zwischen dem achten und dem neunten Abdominalsegment liegenden Geschlechtspapille gestaltet sich in manchen Präparaten schwierig. Beide Geschlechter weisen aber an ihren primären Geschlechtsmerkmalen bestimmte Haargruppierungen auf, die selbst bei ungünstiger Disposition des Organs wahrgenommen werden können

c) Spätere Häutungen

Während der Zeit vom 15. Juli 1952 bis zum 6. Oktober 1958 konnten in den Zuchten 71 Exuvien festgestellt werden. Sie lagen jeweils in der Nähe des frisch gehäuteten Tieres im Zuchtgefäß. Der soeben vollzogene Hautwechsel zeichnet sich nicht nur in der Anwesenheit der Exuvie aus, sondern auch darin, dass jetzt das Tier eine bedeutend hellere Farbe aufweist. Das frisch gehäutete Tier ist beinahe weiss. Es gewinnt in den folgenden Tagen allmählich wieder seine normale Färbung. Auf Grund dieser auffälligen Anzeichen lässt sich eine Häutung schwerlich übersehen. Auch wenn in Zuchten mit erhöhter Temperatur das Nachdunkeln der Tiere rascher fortschreitet, so bleibt doch die Exuvie noch tagelang liegen. Es konnte in keinem Fall beobachtet werden, dass eine Exuvie vom gehäuteten Tiere gefressen wurde. Exuvien, welche versuchsweise über eine Woche beim gehäuteten *Japyx* belassen wurden, konnten am Ende dieser Zeit völlig unversehrt entfernt werden.

Die Häutung wird durch krampfartige Windungen des ganzen Körpers eingeleitet, welche schon einige Tage vor dem Abwerfen der Exuvie beginnen können. An den Exuvien lässt sich erkennen, dass die alte Haut über die drei Thoracalsegmente hinweg medial aufreißt. Auf dem Kopf gabelt sich der Häutungsgriss in zwei Äste, welche kurz vor den Antennen enden (Abb. 29). Das Aufreißen der Haut an den beschriebenen Stellen konnte nie beobachtet werden. Es war jedoch in zwei Fällen möglich zu verfolgen, wie Tiere versuchten, sich ihrer Haut, welche bereits bis zum

TABELLE 2: Eiablage in den Jahren 1952–1958

Bemerkungen zu den Zuchttemperaturen. A: Zimmertemperatur; erreichte im Mai Maximalwerte von 25–26° C. – B: Künstliche Kühlung, indem Eisstücke zwischen die Zuchtgefäße gelegt wurden. Während der Entwicklungszeit der Eier und Jungtiere betrugen die Extremwerte der gemessenen Temperaturen 12° und 18° C. – C: Kühlraum mit Temperaturen zwischen 10° und 12° C. – D: Thermostat mit Temperaturen zwischen 20° und 23° C

Zuchttemperaturen	Eiablage festgestellt	Protokollnummer des Muttertieres	Tageszeit der Eiablage	Muttertier in Einzelhaft seit	Breite des 10. Abdominalsegmentes	Anzahl der Drüsen am Subcoxalorgan	Schlüpfdatum	Hautwechsel nach der Eiablage festgestellt
A	1	E 3	0845	12. 3. 52	1,04	31	—	15. 7. 52
	2	M 1		1. 3. 53			—	
	3	M 2		1. 3. 53			—	
	4	Y 17	1345	7. 11. 55	1,5	44	—	—
	5	Z 6	1630	4. 2. 56	1,37	45	—	—
	6	Z 16		28. 12. 55	1,56	53	—	—
	7	Z 18		28. 12. 55	—	—	—	—
	8	AA 1	—	3. 4. 56	1,43	47	—	—
	9	Y 8		7. 11. 55			—	—
	10	AB 2		25. 4. 56			—	—
	11	AB 9	—	25. 4. 56	—	—	—	—
	12	V 6		26. 9. 55			—	—
	13	Y 2		7. 11. 55	1,1	32	—	20. 6. 56
	14	AB 3	—	25. 4. 56	1,3	50	—	
	15	AB 5		25. 4. 56	1,17	35	—	
	16	AB 7	—	25. 4. 56	1,17	40	—	—
	17	AB 13		25. 4. 56	1,17	32	—	—
	18	AB 14		25. 4. 56	—	—	—	—
	19	V 34	—	26. 9. 55	1,3	40	—	—
B	20	AH 1	2145	6. 11. 56	1,5	55	13. 4. 57	—
	21	AG 1		12. 10. 56			28. 4. 57	—
	22	AF 3		11. 10. 56			30. 4. 57	—
	23	AF 5	2130	11. 10. 56	1,5	61	7. 5. 57	—
	24	AH 5		6. 11. 56	1,5	60	—	—
	25	AJ 3		27. 2. 57	1,3	43	—	—
	26	AK 1	—	6. 3. 57	1,04	35	—	—

	27	4. 6. 57	AK 2	6. 3. 57	0,85	26	—	19. 8. 57
C	28	12. 4. 58	AN 3	21. 8. 57	0,91	32	—	29. 7. 58
D	29	15. 4. 58	AR 29	20. 11. 57	1,17	51	—	7. 5. 58
	30	15. 4. 58	AR 37	20. 11. 57	1,43		—	—
	31	21. 4. 58	AQ 31	14. 11. 57	1,17		—	—
	32	21. 4. 58	AR 40	20. 11. 57	1,1	30	—	11. 6. 58
	33	21. 4. 58	AR 47	20. 11. 57	1,04	30	—	25. 6. 58
	34	24. 4. 58	AR 21	20. 11. 57	1,1		—	—
	35	24. 4. 58	AR 44	20. 11. 57	1,17		—	—
	36	24. 4. 58	AR 45	20. 11. 57	0,91	36	10. 5. 58	11. 6. 58
	37	24. 4. 58	AR 46	20. 11. 57	0,91	33	—	29. 5. 58
							—	26. 5. 58
C	38	28. 5. 58	AQ 29	14. 11. 57	1,1		—	9. 7. 58
	39	31. 5. 58	AQ 17	14. 11. 57	1,04		—	14. 7. 58
D	40	6. 6. 58	AQ 32	1. 12. 57	1,1		30. 6. 58	5. 8. 58
	41	9. 6. 58	AO 6	24. 10. 57	1,17		—	—
	42	9. 6. 58	AR 1	20. 11. 57	1,1	40	—	29. 7. 58
	43	9. 6. 58	AR 24	20. 11. 57	1,3	51	—	29. 7. 58
	44	9. 6. 58	AR 30	20. 11. 57	0,98		—	9. 7. 58
	45	11. 6. 58	AO 10	24. 10. 57	1,04		2. 7. 58	5. 8. 58
	46	11. 6. 58	AO 11	24. 10. 57	1,04		—	—
	47	11. 6. 58	AQ 5	14. 11. 57	1,17		—	—
	48	11. 6. 58	AQ 19	14. 11. 57	0,91		—	19. 8. 58
	49	11. 6. 58	AR 16	20. 11. 57	1,04		—	8. 9. 58
	50	12. 6. 58	AQ 6	14. 11. 57	1,1		—	22. 7. 58
	51	12. 6. 58	AR 32	20. 11. 57	1,3	44	30. 6. 58	1. 9. 58
C	52	25. 6. 58	AQ 22	14. 11. 57			—	—
	53	27. 6. 58	AQ 20	14. 11. 57	1,17		—	—
	54	3. 7. 58	AR 6	20. 11. 57	1,1		—	19. 8. 58
	55	22. 7. 58	AQ 21	14. 11. 57	1,23		—	—
	56	22. 7. 58	AQ 34	1. 12. 57	1,04		—	—
	57	19. 8. 58	AQ 16	14. 11. 57	1,1		—	—

Abdomen abgestreift war, vollends zu entledigen. Das Abdomen wurde dabei heftig hin und her geschleudert. Nach ca. 2–3 Minuten solchen Gebarens schaltet sich jeweils eine längere Ruhepause ein. Die Segmente der abgeworfenen Haut sind meist stark ineinander verschoben.

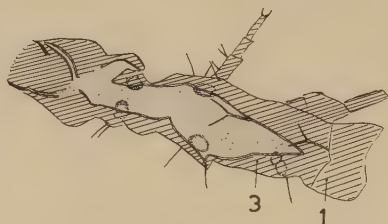


Abb. 29. – Exuvie mit Häutungsriß. 3 = Metathorax, 1 = erstes Abdominalsegment

Die Häutungskrise stellt in den Zuchten eine der häufigsten Todesursachen dar. Zwei Tiere, welche sich einen Tag lang vergebens bemühten, sich der noch am Abdomen haftenden Exuvie zu entledigen, wurden schliesslich leblos aufgefunden. Die teilweise abgestreifte Haut haftete noch immer an den letzten Abdominalsegmenten.

Wieder anderen Tieren gelingt es nicht einmal, ihre alte Haut auf dem Rücken einzureissen. Sie gehen schon nach den ersten, der Häutung vorangegangenen Krämpfen ein. Werden sie nach einer der bereits beschriebenen Methoden präpariert, so erkennt man die Exuvie, wie sie gleich einem Handschuh die Körperteile umgibt, welche ihrerseits bereits die neu gebildete Haut mit all ihren Merkmalen der Beborstung aufweisen.

In 22 Fällen konnte festgestellt werden, dass sich Weibchen nach der Eiablage häuteten. Damit steht eindeutig fest, dass auch bei Japyx Weiterentwicklung und Körperwachstum mit der Geschlechtsreife noch nicht abgeschlossen sind. Die Entwicklung verläuft in dieser Hinsicht entsprechend jener der anderen Apterygoten. Sie steht damit in starkem Gegensatz zur Metamorphose der geflügelten Insekten, bei welchen die Geschlechtsreife das Ende des Wachstums und der körperlichen Ausgestaltung bedeutet.

In den 22 erwähnten Fällen erfolgten die Hautwechsel in zeitlichen Abständen von 3 Wochen bis zu $2\frac{1}{2}$ Monaten nach den Eiablagen (siehe Tab. 2). Jene Weibchen, welche ihre Jungen zum Schlüpfen brachten, häuteten sich 1–2 Monate nach dem Schlüpfdatum. Die Jungen hatten also bereits das selbständige 3. Stadium erreicht, bevor das Muttertier zur Häutung schritt.

Der Hautwechsel ist ein seltenes Ereignis im Leben der Adulttiere. Sämtliche Häutungen, welche sich in den Jahren 1952–1957 ereigneten, sind in Abbildung 30 zusammengestellt. Hier kommt deutlich zum Aus-

druck, dass der Hautwechsel nur während der warmen Jahreszeit stattfindet. Das Häutungsmaximum fällt beinahe mit dem Temperaturmaximum zusammen. Jene Hautwechsel, welche im Jahre 1958 unter speziellen Bedingungen im Thermostaten zustande kamen, sind in Abbildung 32 enthalten.

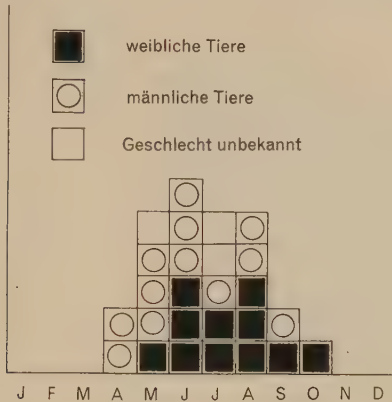


Abb. 30. – Beobachtete Hautwechsel in den Jahren 1952–1957 in ihrer Verteilung auf die Monate

Unter normalen Bedingungen, das heisst vor allem bei Temperaturen, die ungefähr jenen des natürlichen Aufenthaltsortes von *Diplapyx humberti* entsprechen, häutet sich ein Adulttier nur einmal pro Sommer.

Ein zweiter Hautwechsel während desselben Sommers konnte bisher nur an 5 Tieren festgestellt werden. Diese 5 Tiere stammen aus Thermostaten, welche seit Ende Mai auf 32,6° bzw. 22,6° C standen (siehe Tab. 3).

TABELLE 3: Nähere Daten der Tiere, welche während des Sommers 1958 zwei Hautwechsel vollzogen.

Protokollnummer des Tieres	Breite des 10. Abd. Segm. vor 1. Häutung	Zuchttemperatur seit Ende Mai in Grad C	1. Häutungsdatum	2. Häutungsdatum	Häutungsintervall
AQ 9	1,2 mm	33	3. 5. 58	29. 7. 58	87 Tg.
AQ 4	1,1 mm	23	11. 7. 58	6. 10. 58	87 Tg.
AQ 28	1,2 mm	23	23. 6. 58	19. 8. 58	57 Tg.
AQ 29	1,2 mm	23	9. 7. 58	8. 9. 58	61 Tg.
AR 1	1,1 mm	23	29. 7. 58	6. 10. 58	69 Tg.

Wenn die durchschnittliche monatliche Temperatur der oberflächlichen Bodenschichten aber auf 23° C steigt, trifft man hier praktisch schon keine Japygiden mehr. Daraus kann gefolgert werden, dass zwei-

maliger Hautwechsel pro Sommer nur unter künstlich erhöhten Temperaturen stattfindet. Im übrigen ist zu sagen, dass auch in den Zuchten mit höheren Temperaturen die meisten Tiere pro Sommer nur einen Hautwechsel vollziehen.

TABELLE 4: Vergleich der jährlichen Häutungszahlen bei Apterygoten

	Wechselnde Temperatur		Konstante Temperatur		
	2-24		22	27	37
	ab ovo	adult	adult	ab ovo adult	ab ovo adult
<i>Lepisma saccharina</i> . .				18 8	
<i>Thermobia domestica</i> . .					38 34
<i>Ctenolepisma quadriseriata</i>				22 16	
<i>Orchesella villosa</i> . . .	41-45		60-70		
<i>Campodea plusiochaeta</i> .		16-18	22-23		
<i>Campodea remyi</i>	17	15-16	21		
<i>Campodea rhopalota</i> . .	15-16	11-14	19		
<i>Dipljapyx humberti</i> . .		1	1-2		

d) Die jährliche Periodizität des Entwicklungslaufes adulter Tiere

Wie aus vorangegangenen Kapiteln hervorgeht, finden die Eiablagen nur in einer Periode des Frühjahrs und die Hautwechsel nur während der wärmeren Jahreszeit statt, sofern die Tiere nicht unter künstlichen Temperaturen gehalten werden.

Diese betonte Periodizität der auffälligsten Fixpunkte des Entwicklungsablaufes lässt *Dipljapyx humberti* etwas aus dem Rahmen der bekannten Entwicklungsabläufe anderer Apterygoten heraustreten.

LINDENMANN (1950) stellt an Collembolen auch während des Winters Eiablagen fest und registriert an *Orchesella villosa* (Geofr.) 40 Hautwechsel pro Jahr. VON ORELLI (1956) beobachtet an *Campodea rhopalota* (Denis) jährlich 11-18 Häutungen und findet, wie dies bereits erwähnt wurde, die Eiablagen über die Monate März bis Oktober verteilt.

Es soll hier aber mit Nachdruck hervorgehoben werden, dass diese Eigenart der Periodizität, welche auf Grund spezieller Untersuchungen an einer einzigen Japygidenart zutage trat, vorderhand noch nicht verallgemeinert werden darf. In welchem Zyklus sich die zahlreichen tropischen und subtropischen *Japyx*-Arten entwickeln, ist bis zur Zeit noch nicht bekannt.

Im vorhergehenden Kapitel wurde dargelegt, dass auch in den Vertretern der Art *Dipljapyx humberti* die Möglichkeit ruht, mehr als eine jährliche Häutung zu vollziehen.

Essollnun nocherwogen werden, inwieweit entsprechende Potenzen auch auf dem Gebiete der Eiablage in den untersuchten Tieren veranlagt sind.

Beim Weibchen mit der Protokollnummer AJ 3 fand sich am 4. 4. 57 ein Eigelege vor. Das gleiche Tier wurde am 27. 7. 1957 fixiert und anschliessend histologisch bearbeitet. In seinem Ovar hatten neue Eier bereits einen erheblichen Teil ihres Entwicklungsganges zurückgelegt (Abb. 31). Daraus kann geschlossen werden, dass die Möglichkeit einer weiteren Eiablage besteht.

Das Weibchen AQ 22 legte am 25. 6. 1957 bei einer durchschnittlichen Zuchttemperatur

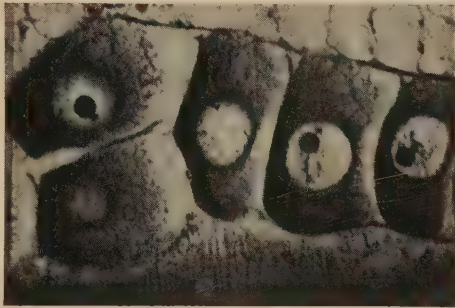


Abb. 31. – Ausschnitt aus dem Ovar des Weibchens AJ 3, welches am 4. 4. 57 Eier legte und am 27. 7. 57 fixiert wurde

von 15,6° C Eier ab. Bis zum 29. 9. 1957 verblieb es unter diesen gleichen Temperaturbedingungen. Nun kam es auf 20° C. Am 1. 10. 1958 befanden sich wiederum Eier im Zuchtgefäss. Das Gelege war bereits vom Muttertier angegriffen und wurde nicht betreut.

Diese Beobachtung spricht für folgende Annahmen:

1. Die Eiablage ist kein einmaliges Ereignis im Leben eines Japyxweibchens.
2. Bei erhöhter Zuchttemperatur kann im Laufe eines Jahres eine zweite Eiablage, ausserhalb des natürlichen Legetermins, forciert werden.
3. Die Eiablage wird weitgehend durch einen temperaturbedingten Mechanismus ausgelöst.

Die beiden zitierten Einzelbeobachtungen genügen nicht, um die letzte der drei Annahmen genügend zu belegen. Deshalb soll im nächsten Kapitel weiteres Material herangezogen werden.

e) Einfluss der Temperatur auf die Weiterentwicklung der Adulttiere

Das Hauptziel, welches durch unsere Temperaturuntersuchungen verfolgt wurde, bestand darin, Anhaltspunkte über die Temperaturpräferenz der Art *Dipljapyx humberti* zu erhalten. Zu diesem Zweck kam ein Verfahren in Anwendung, wie es im folgenden dargestellt wird. 90 Adulttiere, welche in den Monaten Juni, August, Oktober und November des

Jahres 1957 im Botanischen Garten Basel gefunden wurden, verbrachten den Winter in Einzelhaft bei Temperaturen, welche zwischen 8° und 16° C schwankten. Diese 90 Tiere, welche während 5 Monaten den gleichen Bedingungen ausgesetzt waren, wurden nun im April 1958 zu drei Versuchsserien von je 30 Tieren zusammengestellt. Die 90 Tiere wurden den drei Sektionen so zugeordnet, dass das zahlenmässige Verhältnis der beiden Geschlechter nicht allzu stark variierte, und dass ferner der Durchschnitt der Körperbreiten der Tiere in allen drei Versuchsserien ungefähr den gleichen Wert erhielt.

Die drei Sektionen, welche dermassen unter möglichst gleichen Voraussetzungen in den Versuch eintraten, kamen nun am 10. 4. 1958 in drei verschiedene Thermostaten. So stand die Serie 1 auf $6,8^{\circ}$ C, die Serie 2 auf $11,5^{\circ}$ C und die Serie 3 auf $22,2^{\circ}$ C. Diese Temperaturangaben sind als eT -Werte zu verstehen. Wie die Bodentemperaturen, so wurden auch die Zuchttemperaturen mit Inversionsampullen ermittelt, welche den einzelnen Versuchsserien beigegeben waren. Ende Mai kamen alle drei Serien unter den Einfluss höherer Temperaturen. Bis zum 9. 7. 1958 stand jetzt die Serie 1 auf $15,6^{\circ}$ C, die Serie 2 auf $22,6^{\circ}$ C und die Serie 3 schliesslich auf $32,7^{\circ}$ C. Am 9. 7. 1958 wurden diese von weiteren Inversionsampullen über die Zeitdauer seit Anfang Juni registrierten eT -Werte polarimetrisch und rechnerisch ermittelt.

Eine dritte, jeder Serie beigegebene Messampulle hielt ausserdem den eT -Wert für die ganze 13wöchige Versuchsdauer fest. Diese eT -Werte gestalteten sich folgendermassen:

Serie 1: $10,4^{\circ}$ C, Serie 2: 16° C, Serie 3: 30° C.

Diese Durchschnittswerte stellen die im Versuch künstlich geschaffenen Temperaturbedingungen dar, welche in einer Jahreszeit auf die Tiere einwirkten, in der *Dipljapyx humberti* normalerweise Eier legt, in welche unter natürlichen Verhältnissen die Inkubationszeit der Eier fällt, und in der sich ein grosser Teil der Hautwechsel vollzieht.

Nun gilt es zu überprüfen, bei welchen der während des Versuchs ermittelten eT -Werte die Entwicklung der Tiere in normalem Rahmen verläuft. Der eT -Wert der entsprechenden Zucht muss dann dem Temperaturpräferendum nahekommen. Die Erde der Zuchtgefässe wurde in allen drei Serien unter konstanter Feuchtigkeit gehalten.

Hier soll nun der Entwicklungsablauf dargestellt werden, so wie er sich in den einzelnen Versuchsserien vollzog (siehe auch Abb. 32).

Serie 1

Bei Temperaturen um 7° C geschehen weder Eiablagen noch Hautwechsel. Aber es ist immerhin festzuhalten, dass die Japygiden diese relativ niedrige Temperatur während über sieben Wochen ohne einen einzigen Todesfall überdauern. Die Tiere bleiben bei dieser Temperatur

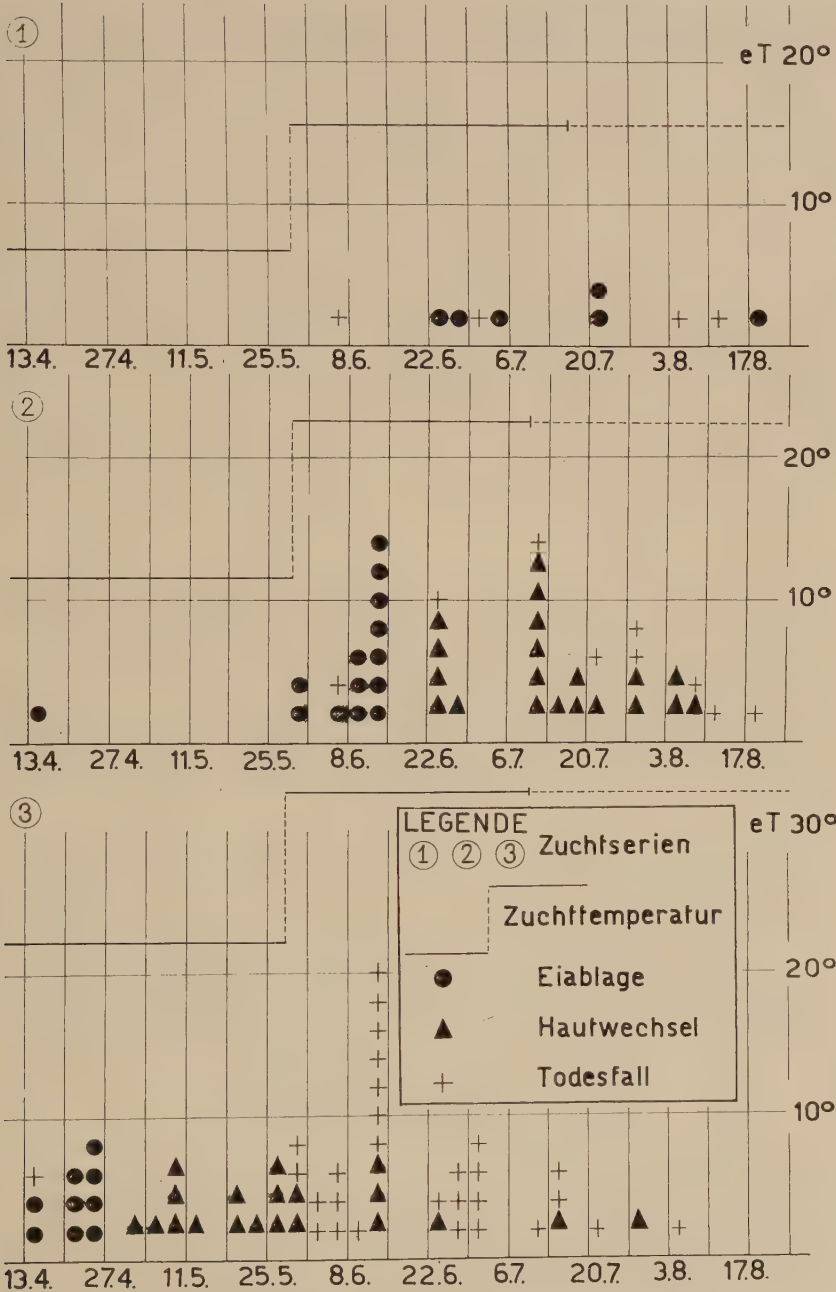


Abb. 32. – Ergebnisse der Versuchszuchten in Thermostaten

unbeweglich am gleichen Fleck liegen. Sie erleiden jedoch noch keinen Kältestupor. Werden die Tiere mit der Pinzette berührt, werfen sie ihre Zangen hoch und ergreifen, wenn auch nicht so rasch wie üblich, die Flucht.

Als die Temperatur auf $15,6^{\circ}\text{C}$ erhöht war, ereigneten sich im Laufe von 6 Wochen 2 Todesfälle und drei Eiablagen.

Serie 2

In der Zeit, in welcher diese Sektion auf $11,5^{\circ}\text{C}$ stand, ist eine einzige Eiablage zu verzeichnen. Es wurde aber kein Hautwechsel vollzogen, und es traten keine Todesfälle ein. Die Tiere stellten ein ähnliches Gebaren zur Schau, wie dies in der Serie 1 bei 7°C beobachtet werden konnte. Auf das Erhöhen der Temperaturen auf $22,6^{\circ}\text{C}$ reagierten die Weibchen prompt mit Eiablagen, welche sich alle im Laufe von $2\frac{1}{2}$ Wochen vollzogen. Drei Wochen nach der Temperaturerhöhung geschahen die ersten Hautwechsel. Bis zum Abschluss der eT -Messungen am 9. Juli 1958 traten nur 2 Todesfälle ein.

Serie 3

Dies ist die Sektion mit den höchsten Temperaturen. Sie stand schon zu Beginn der Versuchszeit auf $22,2^{\circ}\text{C}$. Hier sind auch gleich zu Beginn die Eiablagen zu verzeichnen, auf welche am Ende der dritten Woche nach Versuchsbeginn die Häutungen folgen, von welchen sich die meisten schon vor dem Erhöhen der Temperatur auf $32,6^{\circ}\text{C}$ vollzogen haben. Diese Temperaturerhöhung hatte sofort eine grosse Sterblichkeit zur Folge, während, solange die Versuchsserie auf $22,2^{\circ}\text{C}$ stand, nur ein einziges Tier einging.

Nach dem 9. 7. 1958 wurden die Versuchsserien auf jenen Temperaturen belassen, auf welchen sie zuletzt standen. Die weiteren Resultate, welche sich bis zum 24. 8. 1958 ergaben, sind aus der Abb. 32 zu entnehmen.

Die Frage nach dem Temperaturpräferendum kann nun dahin beantwortet werden, dass ihm der eT -Wert der Zuchtserie 2 (16°C) am nächsten kommen muss. Die tiefen Temperaturen der Serie 1 hemmen die Entwicklung offensichtlich, während die höheren Temperaturen der Sektion 3 eine stark ausgeprägte letale Wirkung zeitigen.

Nachdem, was unsere Temperaturuntersuchungen am Fundort ergaben, müsste sich *Diplapyx humberti* während der warmen Sommermonate in ca. 50 cm Tiefe befinden. Es ist jetzt auch klar, dass die Art an warmen Sommertagen unter den Steinen nicht auftreten kann, da die Temperaturen von über 30°C unter Umständen schon nach wenigen Tagen tödlich wirken.

Aus dem Verhalten der Zuchten bei verschiedenen Temperaturen kommt klar zum Ausdruck, dass sowohl Eiablage wie auch Hautwechsel

in stark ausgeprägter Abhängigkeit von der Temperatur stattfinden. Dabei fällt auf, dass die Häutung eine längere Temperatureinwirkung als die Eiablage verlangt. Man beachte, dass auch bei genügender Temperatureinwirkung nicht alle Weibchen Eier legen (siehe Tab. 5). Die Eiablage scheint demzufolge, ausser einer genügenden Wärmeeinwirkung, noch andere Voraussetzungen nötig zu haben.

TABELLE 5: Zusammenfassung der Resultate der Temperaturversuche im Thermostaten.

Versuchsserie	Durchschnittliche Körperbreite Abd. X	eT vom 10. 4. bis 9. 7.	Eiablagen	Hautwechsel	Todesfälle
1 16 ♀ + 14 ♂	1,13 mm	10,4	3	—	2
2 20 ♀ + 10 ♂	1,11 mm	16	14	5	2
3 16 ♀ + 14 ♂	1,09 mm	30	9	18	24

Verbreitung und Formenfülle der Japygiden entfalten sich vor allem in subtropischen und tropischen Gebieten. Nach den Resultaten der Temperaturuntersuchungen am Fundort und in den Thermostaten zu urteilen und auf Grund dessen, was über die Feuchtigkeitsverhältnisse am Fundort festgestellt wurde, muss eindeutig festgehalten werden, dass *Dipljapyx humberti* keine xerotherme Art ist. Die bisher bekannten Fundorte liegen denn auch ausserhalb der subtropischen Gebiete (Côte d'Or, Basel, Genf, Wiener-Becken —, der nördlichste Fundort liegt in Belgien). Während des Sommers verlässt die Art die oberflächlichen Bodenschichten und flieht auf diese Weise Trockenheit und höhere Temperaturen.

Es ist anzunehmen, dass auch unter den Japygiden verschiedene ökologische Spezialisierungen ausgebildet sind. Deshalb ist es möglich, dass tropische oder subtropische Arten in ihrer Entwicklung auf andere Weise von Temperatur und Feuchtigkeit abhängig sind als *Dipljapyx humberti*.

f) Zusammenhänge zwischen Alter, Geschlecht, Körpergrösse und Chätotaxie

Nachdem nun die Temperaturvoraussetzungen der Weiterentwicklung beleuchtet wurden, soll in diesem Kapitel von weiteren morphologischen Ausgestaltungen, welche sich im Laufe der Entwicklung ergeben, die Rede sein. Vergleicht man die Tiere, so erkennt man ausser den Grössendifferenzen und den Kennzeichen der Geschlechter weitere variierende Merkmale.

Diese Unterschiede tragen zum Teil den Charakter rein individueller Ausgestaltungen des Haarkleides. Vergleicht man zum Beispiel die Urosternite 2–7 zweier Tiere verschiedener Körpergrößen (Abb. 33), so findet man dort in der Regel 13 + 13 Makrochäten in drei mehr oder weniger klar geordneten Querreihen. Die Anordnung dieser Haare variiert von Tier zu Tier sehr stark. Auch findet man innerhalb derselben Art oft Tiere, bei welchen einige dieser Makrochäten fehlen, und wieder andere, welche einige Haare mehr aufweisen. Selbst Asymmetrien der beiden Körperhälften treten auf. Diese Unterschiede sind völlig unabhängig vom Alter und von der Körpergrösse.

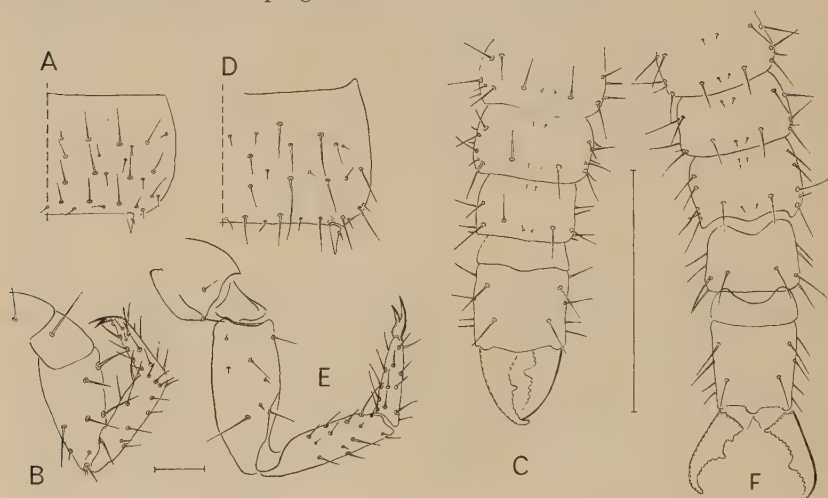


Abb. 33. – Chätotaxie des 3. und eines späteren Jugendstadiums.

ABC: Teile eines 3. Jugendstadiums; DEF: Teile eines späteren Jugendstadiums; A, D: Abdominalsternit 5; B, E: Bein des Metathorax; C, F: Abdominalsternite 6–10 plus Zange (Zange ohne Chätotaxie). (Vergleichsgrößen $\frac{1}{10}$ mm und 1 mm)

Anderseits findet man bei allen Tieren eine grosse Konstanz vor, wenn die Tergite des Abdomens verglichen werden (Abb. 33). Die Chätotaxie bleibt hier vom 3. Jugendstadium an bis zu den grössten Tieren gleich.

Wenn nach Merkmalen gesucht wird, in welchen sich jüngere und ältere Tiere unterscheiden, so fällt zunächst eine Erscheinung auf, welche schon von PAGÈS (1951) beschrieben wird: Der Hinterrand des 7. Abdominaltergites verläuft im 3. Jugendstadium noch als Gerade, während ältere Stadien dort bereits die für die Art typischen seitlichen Spitzen besitzen (Abb. 33).

Werden die Tarsen von Tieren verschiedener Körpergrößen verglichen, so fallen Unterschiede auf, welche bisher noch keine Beachtung fanden. Die Tarsen weisen auf ihrer Ventralseite zwei parallele Haarreihen auf. Im 3. Jugendstadium enthalten sie je 4 Haare (Abb. 34).

In den folgenden Stadien wird diese Anzahl grösser. An den Tarsen der grössten der untersuchten Tiere fanden sich bis zu 9 Haaren in einer Reihe.

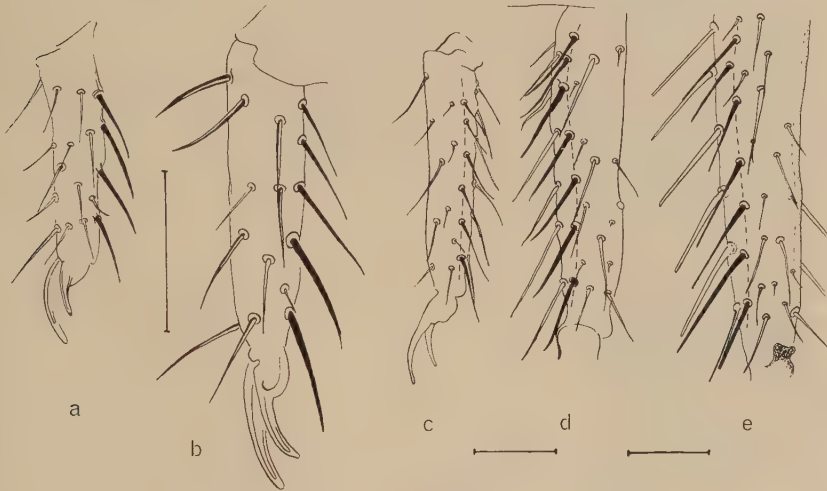


Abb. 34. – Tarsen verschiedener Altersstufen.

A: 3. Jugendstadium (Subcoxalorgan mit 7 Drüsenhaaren); B: Späteres Jugendstadium (Subcoxalorgan mit 11 Drüsenhaaren); C: Adoleszenzform (Subcoxalorgan mit 24 Drüsenhaaren); D: Adulttier (Subcoxalorgan mit 32 Drüsenhaaren); E: Adulttier (Subcoxalorgan mit 68 Drüsenhaaren). (Vergleichsgrössen $\frac{1}{10}$ mm)

Bei diesen grossen Tieren trifft man allerdings häufig den Fall, dass das letzte oder die letzten beiden Haare der einen Reihe sehr klein ausgebildet sind. Die grösseren Stadien weisen oft nicht in beiden Reihen die gleiche Haarzahl auf. Die in Tabelle 6 verwendeten Zahlen entsprechen einfach dem grössten an den Tarsen des Metathorax gefundenen Wert.

In der Zahl der Drüsenhaare des Subcoxalorgans besteht ein weiteres taxonomisches Merkmal, welches bereits durch PAGÈS zur Altersklassierung herangezogen wurde. Die beiden Subcoxalorgane befinden sich, wie schon an früherer Stelle erwähnt wurde, lateral am ersten Urosternit. Sie weisen zwei deutlich geschiedene Haarreihen auf, nämlich eine Reihe von Sinneshaaren und eine Reihe von Drüsenhaaren (Abb. 35). Bei den grössten Tieren sind bis über 75 Drüsenhaare zu zählen, während die kürzere Reihe der Sinneshaare nie mehr als 11–13 Haare enthält.

Die Zahl der Drüsenhaare nimmt mit steigender Körpergrösse der Tiere zu. In der Abbildung 36 wird die Breite des 10. Abdominalsegmentes (als Ausdruck der Körpergrösse) mit der Zahl der Drüsenhaare in Beziehung gebracht. Die Zuordnung der beiden Grössen geschah nach Geschlechtern getrennt. Der Gesichtspunkt zur Auswahl der für die Tabelle verwendeten Tiere bestand in der Klarheit der Präparate, denn es

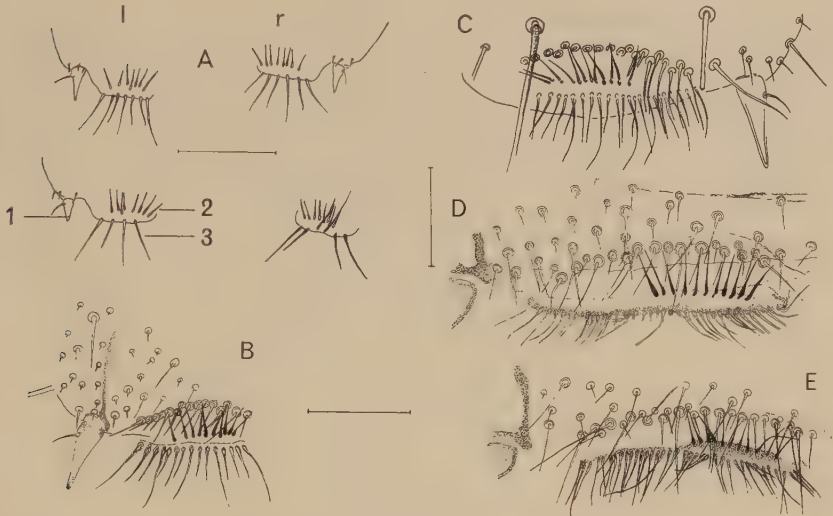


Abb. 35. - Behaarung der Subcoxalorgane verschiedener Stadien.

A: 3. Jugendstadium. Beispiele individueller Ausgestaltungen und der Asymmetrie der beiden Körperseiten (l und r = linkes und rechtes Organ je am gleichen Tier). 1 = Stylus, 2 = Sinneshaare, 3 = Drüsenhaare. B: Späteres Jugendstadium; C: Adoleszenzform (männlich); D: Adulttier O2 vor der Häutung; E: Adulttier O2 nach der Häutung. (Vergleichsgrößen in allen Fällen $\frac{1}{10}$ mm)

ist oft schwierig, die Drüsenhaare der Subcoxalorgane auszuzählen. Bei höheren Haarzahlen kommt den Werten oft eher der Charakter einer Schätzung zu, welche sich in einer Fehlergrenze von ± 3 bewegt. Es zeigt sich bei der Gegenüberstellung in Abbildung 36, dass die männlichen Tiere die grössere Anzahl von Drüsenhaaren erreichen können. Dieses sekundäre Geschlechtsmerkmal ist aber nur bei den grössten Formen deutlich ausgeprägt. Für die praktische Unterscheidung der Geschlechter in den Zuchten kommt ihm keine Bedeutung zu.

In diesem Diagramm lässt sich der Entwicklungsgang der Tiere sehr gut zusammenfassen. Bei den Weibchen erkennt man, dass die Eiablage bei Tieren verschiedenster Entwicklungsstufe beobachtet werden konnte. Dies spricht wiederum dafür, dass die Eiablage im Leben eines *Japyx* kein einmaliges Ereignis ist. Das jüngste Weibchen, welches Eier ablegte, weist an seinem Subcoxalorgan erst 26 Drüsenhaare auf.

Bei männlichen Tieren mit weniger als 30 Drüsenhaaren am Subcoxalorgan ist das sekundäre Geschlechtsmerkmal, nämlich die Abflachung des Dornes am linken Cercus, noch nicht ausgebildet. Aber trotzdem lassen sich diese Tiere, nachdem sie präpariert sind, als männlich identifizieren, denn die Sexualpapillen sind bereits entwickelt. Lediglich die Zangen verharren noch in einem juvenilen Zustand. Beim weiblichen Geschlecht bleibt, wie früher erwähnt wurde, zeitlebens ein juveniles

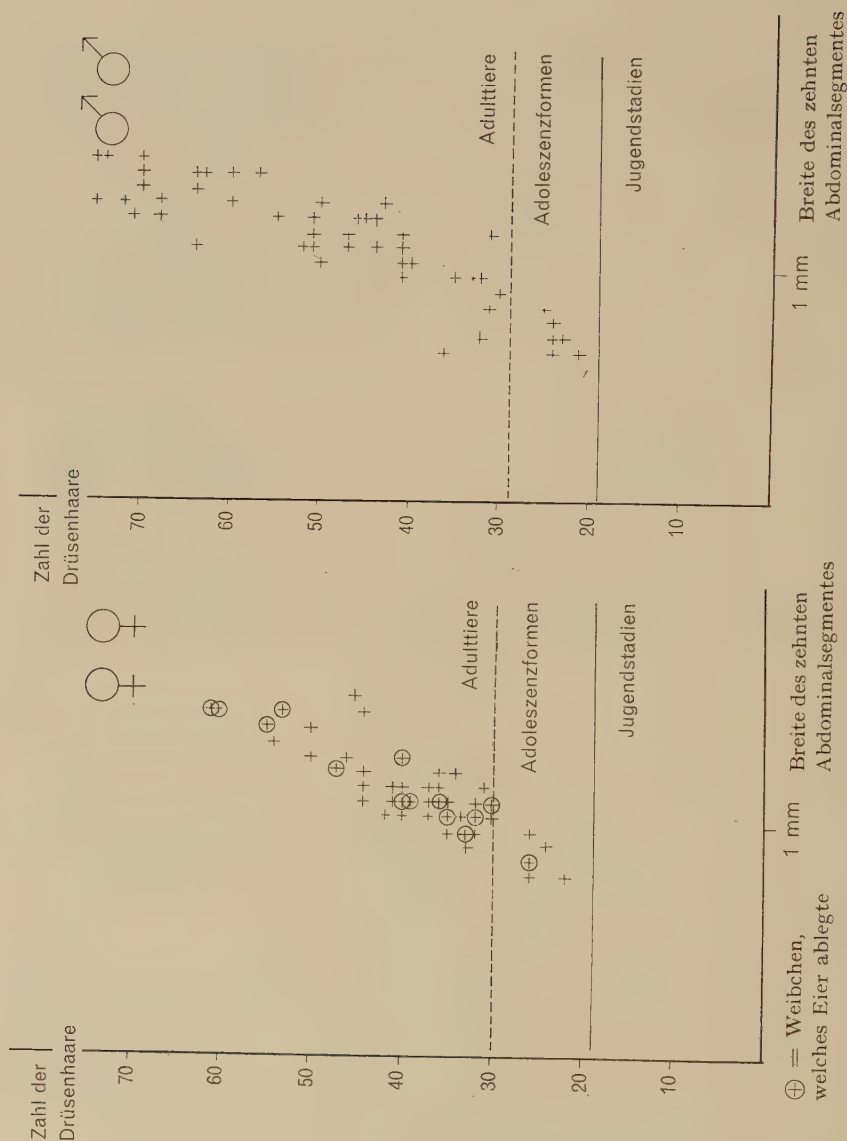


Abb. 36. - Abhängigkeit zwischen Körpergröße und Anzahl der Drüsenhaare am Subcoxalorgan. Wie dies schon bei den Abbildungen 19 und 20 begründet ist, wird auch hier die Breite des 10. Abdominalsegmentes als Maßstab der Körpergröße eingesetzt. Es sei hier jedoch erwähnt, dass die Körperlänge (Kopf ohne Antennen, bis und mit Zangen) der hier aufgeführten Adulttiere zwischen 10,4 mm und 17,3 mm schwankt.

Merkmal an den Zangen erhalten. Zwischen die Jugendstadien und die Adultformen tritt eine Entwicklungsstufe, welche man als «Adoleszenz» bezeichnen könnte. Von den Jugendstadien grenzt sich diese Stufe durch den Besitz der primären Geschlechtsmerkmale ab. Die Grenze nach den Adulttieren hin bildet die Unterscheidungsmöglichkeit der beiden Geschlechter auf Grund der Zangen. Da dieses Merkmal bei den Weibchen keine deutliche Schwelle zeigt, soll nun noch zugefügt werden, dass sich Adulttiere durch mehr als 30 Drüsenhaare am Subcoxalorgan auszeichnen.

Es kann vorderhand noch nichts Bestimmtes über die Anzahl der Hautwechsel ausgesagt werden, welche die Jugendstadien ab ovo bis zur Adoleszenzform und von hier wiederum zum Adulttier führen.

Über die geschlechtliche Produktivität der männlichen Adoleszenzformen fehlen jegliche Hinweise, hingegen steht fest, dass weibliche Tiere in dieser Entwicklungsstufe bereits imstande sind, Eier zu legen.

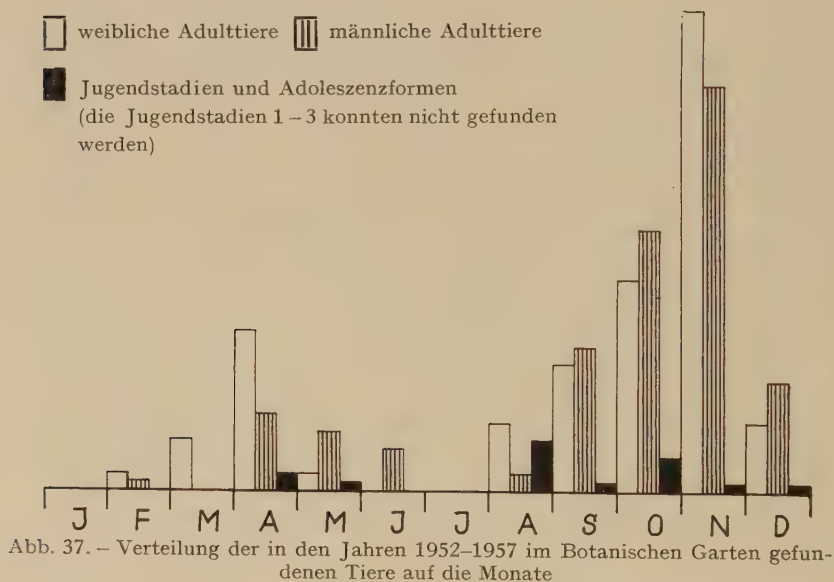
Wenn Körpergrössen und taxonomische Merkmale einander gegenüber gestellt sind, dann wird die Versuchung gross, bestimmte Körpergrössen und Haarzahlen einzelnen Häutungsstadien fest zuzuordnen. Man geht dabei von der Annahme aus, dass nach jedem Hautwechsel eine bestimmte Anzahl neuer Haare am Subcoxalorgan oder an den Tarsen auftreten. Ob diese Annahme berechtigt ist, zeigt ein Vergleich der Chätotaxie gehäuteter Tiere mit jener ihrer Exuvien. Ein solcher Vergleich wurde durchgeführt und bewies, dass die Entwicklung der alterstaxonomischen Merkmale am Subcoxalorgan und an den Tarsen bei Adulttieren rein individuelle Wege geht. Die Zunahme der Drüsenhaare des Subcoxalorgans schwankt zwischen 0 und 19. Die Tarsen sind vor und nach der Häutung oft gleich behaart. Manchmal tritt an Stelle des letzten kleinen Haares der beschriebenen ventralen Reihe ein grosses, oder es treten pro Hautwechsel gleich zwei neue Haare hinzu (s. Tab. 6).

Nehmen wir einmal an, dass sich bei einem Tier die Behaarung des Subcoxalorgans bei jeder Häutung, mit den grössten der beobachteten

TABELLE 7: Kennzeichen der Entwicklungsstufen

Stufe	Kennzeichen
Jugendstadium	Keine Geschlechtsmerkmale
Adoleszenzform	Primäre Geschlechtsmerkmale Kein sekundäres Geschlechtsmerkmal an der Zange Weniger als 30 Drüsenhaare am Subcoxalorgan
Adulttier	Primäre Geschlechtsmerkmale Sekundäres Geschlechtsmerkmal an der Zange vorhanden Mehr als 30 Drüsenhaare am Subcoxalorgan

Schritte, also um 18–19 Drüsenhaare, vermehre. Unter dieser Voraussetzung kann ein junges Adulttier mit ca. 30 Drüsenhaaren frühestens nach zwei Jahren die Anzahl von 60–70 Drüsenhaaren der grösseren Adulttiere erreichen. Dies gilt, wenn ferner vorausgesetzt wird, dass sich jährlich ein Hautwechsel vollzieht, wie dies innerhalb jener Temperaturgrenzen zutrifft, welche der Temperaturpräferenz der untersuchten Art entsprechen. Die Zunahme der Drüsenhaare des Subcoxalorgans vollzieht sich aber häufiger in kleinen Schritten. Selbst Regressionen können stattfinden (s. Tab. 6). Wenn dies berücksichtigt wird, und wenn man die Jugend- und Adoleszenzentwicklung, deren Dauer allerdings noch nicht restlos belegt ist, mit einberechnet, dann kann jetzt schon mit Sicherheit ausgesagt werden, dass sich die Entwicklung vom Schlüpfen bis zum Alterstode bei *Diplajpyx humberti* in einem mehrjährigen Zyklus vollzieht.



ZUSAMMENFASSUNG

Das Auftreten der Art *Diplajpyx humberti* unterliegt in Basel einer jährlichen Schwankung. Im Frühjahr und im Herbst trifft man sie am häufigsten in den oberflächlichen Bodenschichten.

Temperaturen von über 33° C können schon nach Tagen tödlich wirken. Bei mehr als 23° C erhöht sich die Mortalität nach einigen Wochen.

Die Zucht bereitet, besonders über die Sommerzeit, noch erhebliche Schwierigkeiten. Bis Oktober 1958 betrug die längste Zeit, welche ein Adulttier in der Zucht überdauerte, 16 Monate.

Die Lebenszeit von *Dipljapyx humberti* erstreckt sich sicher über mehrere Jahre.

Die Entwicklung ist durch den Ablauf der Jahreszeiten geprägt.

Die Eiablage ist weitgehend temperaturbedingt und erfolgt im Frühjahr. Die Gelege bestehen aus 10–30 Eiern.

Bei zwischen 12 und 18° C schwankender Zuchttemperatur beträgt die Zeit der Embryonalentwicklung 41–45 Tage; bei konstanter Zuchttemperatur von 22° C 18–21 Tage.

Die ersten beiden Jugendstadien ernähren sich noch vom Dotter, welcher den Mitteldarm ausfüllt.

Das dritte Stadium weist bereits die für die Art typischen Merkmale auf.

Adulttiere unterscheiden sich durch ein sekundäres Geschlechtsmerkmal an den Zangen.

Nach der Geschlechtsreife finden weitere Hautwechsel statt. Diese Hautwechsel beschränken sich nur auf die warme Jahreszeit.

Adulttiere häuten sich einmal jährlich. Bei Temperaturen über 23° C können sich Tiere ein zweites Mal im Laufe eines Sommers häuten, sofern sie nicht vor dem Hautwechsel an den Folgen der Temperatureinwirkung eingehen.

Die Eiablage erfolgt nicht nur einmal im Laufe des Lebens.

Die Weiterentwicklung der Chätotaxie von Adulttieren geht individuelle Wege. Von der Ausbildung des Haarkleides kann nicht mit Sicherheit auf das Alter geschlossen werden.

Die Entwicklung kann, wie jene der übrigen Apterygoten, als Epimetabolie bezeichnet werden.

H. LITERATURVERZEICHNIS

- BRAUER, F. (1869): *Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenztheorie*. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 19, 295–318.
- BURCKHARDT, G. (1925): *Basler Heimatkunde*, Basel.
- CALANDRUCCIO, S. (1898): *Sulla biologia di Japyx solifugus Hal. e Campodea staphylinus Westw.* Boll. Soc. ent. ital. 30, 62–66.
- CALMAN, W. T. (1936): *The origin of Insects*. Proc. Linn. Soc. London, 148, (2) 193–204.
- CASSAGNAU, P. M. (1955): *L'influence de la température sur la morphologie d'Hypogastrura purpurascens (Lubbock), Collembola Poderromorphe*. Extr. C. r. Séances de l'Acad. Sci., Paris.
- (1956): *Modifications morphologiques expérimentales chez Hypogastrura Boldorii (Denis)*. Extr. C. r. Séances de l'Acad. Sci., Paris.
 - (1956): *L'influence de la température sur l'apparition du «genre» Spinisotoura (Collembola, Isotomidae)*. Extr. C. r. Séances de l'Acad. Sci., Paris.

- CONDÉ, B. (1947): *Diploures récoltés en Corse par P. Remy*. (3e note). Bull. Mus. Hist. nat. Paris (2) 19, 282–285, 1 fig.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. (1947): *Les Parajapyginae d'Afrique – Morphologie, écologie et systématique*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris (2) 19, 275–281, 18 fig.
- DENISE, J. R. (1928): *Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques collembolés suivies de considérations sur la morphologie de la tête des insectes*. Arch. zool. exp. et gén. 68, 1–291.
- EWING, H. E. (1942): *The origin and classification of the Apterygota*. Proc. ent. Soc. Washington 44, 75–98, 8 figs.
- FRANZ, H. (1950): *Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege*. Berlin.
- GEIGER, R. (1927): *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. Braunschweig.
- GEIGY, R., & PORTMANN, A. (1941): *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsvorgänge*. Naturwissensch. Berlin 29.
- GYGER, HP. (1954): *Beobachtungen zur Eiablage und Entwicklung von Japyx*. Mitt. Schweiz. ent. Ges. 27, 163–166.
- HANDLIRSCH, A. (1908): *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen* (Tafelband). Leipzig.
- (1926): *Handbuch der Zoologie (Kükenthal)*, (Separatdruck «Insecta»). Berlin und Leipzig.
- (1937): *Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten*. Wien.
- HANDSCHIN, ED. (1933): *Lyperosia exigua in Java und Nordaustralien*. Rev. Suisse Zool. 40, 508.
- (1940): *Diphura, in Schulze: Biologie der Tiere Deutschlands*. Lfg. 41 (26).
- (1952): *Die Bedeutung der postembryonalen Entwicklung für die Protomorpha*. Trans. Ninth. Int. Congr. Ent. 7, 235–240.
- (1955): *Considération sur la position systématique des Collembolés*. Mém. Soc. d'Entomol. Belgique 27, 40–53.
- (1956/58): *«Die systematische Stellung der Collembolen»*. Proc. X. Int. Congr. Ent. 7, 499–508.
- KOSAROFF, G. (1935): *Beobachtungen über die Ernährung der Japygiden*. Mitt. königl. nat. Inst. Sofia. 8, 181–185.
- (1936): *Über das Solifugus-Problem nebst einigen Notizen über die Taxonomie der in Bulgarien vorkommenden Japyx-Arten*. Zool. Anz. 113, Heft 1, 2. Leipzig.
- KUHN, O. (1939): *Die Stammesgeschichte der wirbellosen Tiere im Lichte der Paläontologie*. Jena.
- KÜHNELT, W. (1950): *Bodenbiologie*. Wien.
- LINDENMANN, W. (1950): *Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung schweizerischer Orchesellen*. Rev. Suisse Zool. 57, 353–428.
- OEKLAND, F. (1933): *Die Thysanuren und Proturen des arktischen Gebietes*. Fauna arctica, Jena, 6, 389–390.
- VON ORELLI, M. (1956): *Untersuchungen zur postembryonalen Entwicklung von Campodea*. Verh. Naturf. Ges. Basel, 67 (3), 501–574.
- PACLT, J. (1956): *Biologie der primär flügellosen Insekten*. Jena.
- (1957): *Diphura*. Genera Insectorum, Fasc. 212.
- PAGÈS, J. (1951): *Contribution à la connaissance des diploures*. Suppl. Bull. scientif. Bourgogne No. 9.
- PALLMANN, H., EICHENBERGER, E., & HASLER, A. (1940): *Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen oder bodenkundlichen Untersuchungen*. Ber. Schweiz. bot. Ges. 50, 337, Bern.
- PALLMANN, H., & FREI, E., (1943): *Beitrag zur Kenntnis der Lokalklimate einiger kennzeichnender Waldgesellschaften des Schweizerischen Nationalparks*. Erg. wiss. Unt. Schweiz. Nat.-Parks, Aarau.
- PFUGFELDER, O. (1952): *Entwicklungsphysiologie der Insekten*. Leipzig.
- RAMANN, E. (1911): *Bodenkunde*. Berlin.
- REMINGTON, C. L. (1953): *The Apterygote, A Century of Progress in the Natural Sciences 1853–1953* (495–505).
- ROMEIS, B. (1948): *Mikroskopische Technik*. München.
- RUSSELL, E. (1927): *Soil Conditions and Plant Growth*. London.

- SCHALLER, F. (1954): *Die indirekte Spermatophoren-Übertragung und ihre Probleme*. Forschung und Fortschritte 28, 321–326.
- (1954): *Indirekte Spermatophorenübertragung bei Campodea*. Die Naturwissenschaften 41, 406/07.
- SILVESTRI, F. (1928): *On Postembryonal Development of Japygidae*. Trans. IV. Intern. Congr. Ent., Ithaca, 905–908.
- (1933): *Sulle appendici del capo degli «Japygidae» (Thysanura Entotropha) e rispettivo confronto con quelle dei chilopodi, dei diplobodi e dei crostacei*. V^e Congrès Intern. Entom. 1932 (1 N^o Nov. 1933) 5, 329–343.
- (1948): *Japyginae della fauna italiana – finora note*. Boll. Lab. Ent. agr. Portici 8, 297–320.
- (1948): *Sur les Japygidae (Insecta, Diplura) de Belgique*. Bull. Ann. Soc. ent. Belg. 84, 211–217.
- (1949): *Japygidarum et Projapygidarum catalogus*. Boll. Lab. Ent. agr. Portici 9, 40–75.
- SWEETMAN, H. L. (1952): *The Number of Instars among the Thysanura as influenced by Environment*. Trans. Ninth. Int. Congr. Ent. 1, 411–415.
- SWEETMAN, H. L., & WHITTEMORE, F. W. (1937): *The Number of Molts of the Fire Brat*. Bull. Brooklyn ent. Soc. 32, 117–120.
- STREBEL, O. (1957): *Ein Beitrag zur Faunistik und Biologie der Apterygoten aus einem Zuckerrübensfeld in der Oberrheinischen Tiefebene*. Acta Zoologica Cracoviensia 2, Nr. 20, 470–478.
- SULC, K. (1926): *Das Tracheensystem von Lepisma und die Phylogenie der Pterygogenae*. Acta Soc. Nat. Moraviae 3, 320–344.
- TILLYARD, R. J. (1931): *The evolution of the class Insecta*. Rep. austral. Assoc. Advanc. Sci. 20, 193–241.
- TUXEN, S. L. (1949): *Über den Lebenszyklus und die postembryonale Entwicklung zweier dänischer Protürengattungen*. Danske Vid. Selsk. biol. Skr. 6, 1–50.
- (1950): *Über ein neues, sehr abweichendes Stadium in der postembryonalen Entwicklung der Proturen*. Congr. int. Entomol. 8, 577–583.
- UZEL, H. (1898): *Studien über die Entwicklung der Apterygoten Insekten*. Berlin.
- WYGODZINSKY, P. W. (1941): *Beiträge zur Erkenntnis der Dipluren und Thysanuren der Schweiz*. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. Basel 74, 114–227.

Manuskript eingegangen am 13. April 1959.

Curriculum vitae

Am 22. Februar 1929 wurde ich, Hanspeter Gyger, in Basel geboren, als zweiter Sohn des Ernst Gyger, Zollbeamter von Basel, und seiner Gattin Marie, geborene Winzeler.

Meine Jugendzeit verlebte ich im Hause meiner Eltern, an der Kleinenriedenstrasse 74 in Basel. In den Jahren 1940–1948 besuchte ich das Mathematisch-Naturwissenschaftliche Gymnasium, wo ich das eidgenössische Maturitätszeugnis vom Typus C erwarb.

Im April 1948 immatrikulierte ich mich an der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel. Im Herbst 1951 bestand ich die fachwissenschaftliche Prüfung für Kandidaten des Lehramtes an der mittleren Schulstufe. In den Jahren 1950–1952 absolvierte ich nach und nach die Prüfungen für die Nebenfächer Chemie, Botanik und Geographie. Alsdann trat ich im Frühjahr 1952 meine pädagogische Ausbildung am Kantonalen Lehrerseminar Basel an. Am 22. Dezember 1952 wurde ich an die Realschule Muttenz gewählt. Der Amtsantritt wurde auf Frühjahr 1953 festgesetzt. So trat ich, nachdem ich am 20. März 1953 das Diplom für das Lehramt an Schulen mittlerer Stufe erworben hatte, in den Schuldienst ein.

Im Jahre 1957 folgte ich einem Ruf an die Knabenrealschule Basel, wo ich zurzeit im Gellert-Schulhaus unterrichte.

Ich besuchte die Vorlesungen und Kurse der folgenden Herren Professoren und Dozenten: H. Annaheim, A. Bühler, F. Bürki, B. Dukor, H. Erlenmeyer, M. Geiger-Huber, R. Geigy, Ed. Handschin, H. Hediger, E. Heitz, E. Lüscher, H. Mislin, H. Mohler, H. Nüesch, A. Portmann, T. Reichstein, O. Schüepp, W. Vischer, L. Vonderschmitt, P. Vosseler.

Die vorliegende Dissertation kam in den Jahren 1951–1958 unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Ed. Handschin zustande.

Basel, den 11. November 1958

Hp. Gyger

